Nicht f. d. Austausch

# Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare der Compositen

---

## INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Berlin

von

**Reinhardt Hess**
aus Wiesbaden

---

Verlag Max Weg, Leipzig
Abgedruckt in der Zeitschrift: „Botanische Jahrbücher", Band 68

---

**Altenburg, Thür.**
Druck von Oskar Bonde KG.
1937.

N 98

Referenten: Professor Dr. Pilger,
Professor Dr. Diels.

Tag der Promotion: 6. Februar 1938.
Tag der mündlichen Prüfung: 5. Mai 1937.

---

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

# Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare der Compositen.

D 11

Von

**Reinhardt Heß.**

Mit 14 Tafeln und 3 Textabbildungen.

**Inhaltsübersicht.**

Seite

Einleitung . . . . . 435
Literaturübersicht . . . . . 435
Methodik . . . . . 439
Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare der Compositen . . . . . 442
A. Allgemeiner Teil . . . . . 442
I. Entwicklungsgeschichte . . . . . 442
II. Der morphologisch einfachste Zwillingshaartypus . . . . . 443
III. Modifikationen des einfachsten Typus . . . . . 444
IV. Die Funktionen der Zwillingshaare . . . . . 448
V. Vom Zwillingshaartypus abweichende Trichome am Compositenperikarp . . . . . 454
VI. Der systematische Wert der Zwillingshaare . . . . . 458
B. Spezieller Teil . . . . . 462
Literaturverzeichnis . . . . . 492
Erklärung der Tafeln . . . . . 493

## Einleitung.

### Literaturübersicht.

Über die „Zwillingshaare", jene für die Familie charakteristischen, oft hochdifferenzierten doppelten Trichome, die in mannigfacher Ausbildung das Perikarp so vieler Compositen bekleiden, finden sich in der botanischen Literatur seit rund einem Jahrhundert kleinere Aufsätze und Beschreibungen von verschiedenen Autoren, die sich jedoch meist mit der Untersuchung nur weniger Arten begnügten. Auch in Abhandlungen, die sich mit anderen Eigentümlichkeiten der Compositenfrucht befassen, ist häufig von diesen „Zwillingshaaren" die Rede. Einleitend sei ein kurzer Überblick über die bereits vorliegenden Arbeiten gegeben.

Decaisne[6] beschreibt 1839 das Verschleimen der Achänienhaare einiger Senecioneen und Mutisieen, wobei er bereits auf den doppelten Bau dieser Haare hinweist. Seine Beobachtungen über den Bau der unteren Partie der Haare und ihre Insertion auf der Epidermis sind indessen unrichtig, und die beigegebenen Zeichnungen sagen hierüber garnichts aus.

Mohl[21] erwähnt 1844 kurz die gleichfalls verschleimenden Haare von *Senecio vulgaris* L., ohne auf ihre morphologische Beschaffenheit näher einzugehen.

Kraus[18] bemerkt 1866 gelegentlich einer Untersuchung des Compositenperikarps „zweizellige gestreckte Haare, die dadurch entstehen, daß zwei gestreckte Zellen ihrer ganzen Länge nach miteinander verbunden sind (!) und nur an der Spitze gabelig auseinanderweichen"; er verleiht ihnen den Namen „Zwillingshaare", der seither in den Beschreibungen immer wieder auftaucht, und den auch ich wegen seiner Anschaulichkeit beibehalten habe.

Nobbe[24] (1876) unterscheidet bereits zwei Typen dieser Haare, nämlich 1. die Schleimfäden aussendenden Haare von *Senecio vernalis* W. u. K. und 2. die infolge des Vorhandenseins eines Schwellpolsters „an ihrer Innenbasis" nach Benetzung beweglichen Fruchthaare von *Erigeron canadense* L. (Daß auch der erstgenannte Haartyp ein derartiges Schwellpolster aufweist, ist Nobbe entgangen.) Nobbes Zeichnungen lassen nähere Einzelheiten über den Bau namentlich des basalen Teiles der Haare nicht erkennen.

Die Ergebnisse eingehenderer Untersuchungen veröffentlicht Schenk[27] 1877. Er stellt zunächst fest, daß eine größere Anzahl von Compositengattungen Zwillingshaare besitzt, und geht im Anschluß hieran näher auf den Bau dieser Haare ein. Schenk erkennt bereits richtig, daß die der Frucht zugewendete (Innen-)Seite des Haares aus zwei Zellen besteht, einer langen Endzelle und einer kurzen, mit einseitiger, quellungsfähiger Wandverdickung (Nobbes „basalem Schwellpolster") versehenen Basalzelle. Die von der Frucht abgewendete (Außen-)Seite des Haares besteht nach Schenk aus nur einer langen Haarzelle — wie die nachfolgenden Untersuchungen ergaben, eine durchaus unrichtige Auffassung, die sich auch in Schenks Zeichnungen dokumentiert. Die Haare werden demnach von Schenk als typisch dreizellig, seltener (durch Querteilung der langen Haarzellen) vier- bis fünfzellig bezeichnet. Weiterhin beschreibt Schenk den Bau der Verdickungsschichten der Haarzellen und stellt bezüglich ihres physiologischen Verhaltens drei Typen auf: 1. Verdickungsschichten, die nur wenig —, 2. solche, die stark quellen, ohne das Haar zu sprengen, und schließlich 3. solche, die infolge starker Quellung aus dem Haar austreten.

Angeregt durch Nobbes Hinweis, beschreibt Klebs[17] 1885 die Haare einiger *Erigeron-* und *Senecio*-Arten. Er geht nochmals genauer auf den Vorgang des Verschleimens der letzteren ein und bezeichnet als ihre Funktion die Befestigung der Frucht im Erdboden. In Bezug auf Morphologie und Anatomie der Haare sind Klebs' Beschreibungen und Zeichnungen unzureichend.

Dasselbe gilt für Heinecks[11] Beobachtungen (1890), die überdies zum großen Teil ungenau und fehlerhaft sind. Heineck betrachtet ebenfalls das Verschleimen bzw. Aufrichten der Haare bei Befeuchtung als Mittel zur Befestigung der Frucht im Erdreich und schreibt dieselbe Funktion auch den „rosenstachelähnlichen Gebilden" am Perikarp der Cichorieen zu, eigentümlich differenzierten Epidermiszellen, von denen im folgenden noch mehrfach die Rede sein wird.

Loose[20] (1891) begnügt sich in seiner sonst sehr gründlichen und inhaltsreichen Arbeit mit einem kurzen Hinweis auf die Vielgestaltigkeit der „Vorrichtungen zur Befestigung der Frucht im Erdreich"; ausführlicher schildert er Bau und Verhalten der Zwillingshaare nur einer einzigen Art, *Ursinia anthemoides* (L.) Benth. et Hook. fil.

Solereder[31], dem die zuvor erschienenen Arbeiten offenbar nicht bekannt waren, erwähnt 1899 die in Frage stehenden Haare als „in den Blütenteilen vorkommende Reduktionsformen vielzelliger Zotten, wie sie namentlich bei den Cichorieen sehr verbreitet sind". Diese reduzierten Zotten „scheinen am Fruchtknoten der Compositen weiter verbreitet zu sein". Solereder bildet dazu ein von Vogl gezeichnetes Zwillingshaar von *Spilanthes oleracea* L. ab — nb. die erste in der Literatur erschienene, halbwegs richtige Zeichnung.

Hanausek[9] gibt 1902 eine eingehendere Beschreibung der Achänienhaare von *Helianthus annuus* L., die jedoch in wesentlichen Teilen ungenau ist. 1910 veröffentlicht derselbe Autor einen Aufsatz über die „Trichombildungen am Perikarp der Compositen"[8], der, wenngleich nur ein paar Seiten stark, als umfang- und inhaltreichste der bis zum heutigen Tage zu diesem Thema vorliegenden Arbeiten bezeichnet werden muß.

Der Autor beschreibt zunächst die „am häufigsten auftretende, gewissermaßen typische Form" der Zwillingshaare. Unter diesem Typus versteht er langgestreckte, verschleimende oder nicht verschleimende, mit einem Quellgelenk versehene Haare, die sich nach seinen Angaben (wie schon bei Schenk, l. c.) typisch aus drei Zellen aufbauen, nämlich zwei Haar- und einer Basiszelle. Die Haarzellen endigen spitz, wenn sie das Achänium mechanisch an der Unterlage festklammern sollen, stumpf dagegen, wenn sich ihre Verdickungsschichten bei Befeuchtung in Schleim umwandeln, der nach außen abgeschieden wird, um die Frucht am Substrat festzukleben. Die dritte Zelle des Typus, die Basiszelle, ist fast völlig von einer mächtigen Verdickung der der Frucht zugekehrten Wand ausgefüllt, die in Wasser gleichfalls quellbar ist, eine Aufrichtung des Haares ermöglicht und somit als „Quellgelenk" funktioniert. — Es wird ferner das Verhalten der Haare unter der Einwirkung verschiedener Chemikalien untersucht.

Auch bei Hanauseks Arbeit steht also, wie bei Decaisne, Nobbe, Schenk, Klebs u. a., die physiologische Betrachtungsweise im Vordergrund. Die Zeichnungen, die seinen Typus illustrieren sollen, sind halb linear, halb plastisch angelegt und, was die Haarinsertion in der Epidermis anbetrifft, ganz unverständlich.

Weiterhin beschreibt und zeichnet Hanausek „verzwergte“ Zwillingshaare bei *Helichrysum plicatum* DC., sowie abweichende Haarbildungen bei einigen anderen Tubuliflorenarten, und erkennt in ihnen Modifikationen seines Zwillingshaar-„Typus“. Diese Arten sind wahllos, nicht etwa nach systematischen Gesichtspunkten herausgegriffen.

In verschiedenen kleineren Abhandlungen weist Briquet[1–5] auf die verschleimenden Achänienhaare einiger Compositengattungen hin, die dem „verzwergten“ Haartypus Hanauseks entsprechen. Die Zwillingshaare werden von Briquet „Nobbesche Haare“ genannt, eine Bezeichnung, die meines Erachtens ungerechtfertigt ist, da diese Trichome schon ein Vierteljahrhundert vor Nobbe von Decaisne, ferner von Mohl und Kraus beschrieben wurden.

Tschirch[32] erwähnt „am Fruchtknoten von *Arnica* eigentümlich aufwärts gerichtete Zwillingshaare, die der übrigen Blüte fehlen und in eine zweispießige Spitze auslaufen. (Solche Haare finden sich übrigens auch bei *Inula, Spilanthes* u. a., Vogl)“ [1]).

Murbeck[22] untersucht Pflanzen der nordafrikanischen Wüstenregion, deren Samen- resp. Fruchtschalen mit Einrichtungen zur Schleimabsonderung versehen sind, und stellt als solche bei zahlreichen Arten der Compositen-Unterfamilien Senecioneae und Inuleae die schon mehrfach beschriebenen verschleimenden Zwillingshaare fest. Der Autor weist nach, daß verwandten Arten der skandinavischen Wiesen- und Waldvegetation schleimführende Haare meist fehlen, daß ihre Ausbildung also eine ökologische Anpassung an besondere Klimate darstellt. Morphologische Angaben über die Zwillingshaare finden sich in Murbecks rein biologischer Arbeit selbstverständlich nicht.

John[15] erwähnt in seinen „Beiträgen zur Kenntnis der Ablösungseinrichtungen der Compositenfrüchte“, daß die Gattungen *Aster, Erigeron* und *Doronicum* am Fruchtknoten „zweizellreihige Borstenhaare, die aus drei Zellen zusammengesetzt sind“, aufweisen. John begnügt sich mit einer kurzen Beschreibung der Morphologie dieser Haare; er veranschaulicht sie durch einige Zeichnungen, die allerdings schon erheblich richtiger als die der früheren Autoren sind. Ausführlicher geht John auf die physiologische Leistung der Haare ein, die nach seinen Darlegungen das Trennungsgewebe bei seiner Funktion unterstützen, indem sie es dank ihrer hygroskopischen Beweglichkeit „lockern“ und die Frucht vom Fruchtboden „abhebeln“. Er erwähnt ferner kurz bei den Cichorieengattungen *Taraxacum* und *Hedypnois* die schon von Heineck[11] und Schwere[30] beschriebenen „Zackenhaare“, die als Ankerorgane zum Festhalten der Frucht im Erdboden dienen sollen.

---

[1]) Trotz aller Bemühungen war mir die von Tschirch zitierte Arbeit Vogls, der offenbar auch die von Solereder abgebildete Zeichnung entstammt, leider nicht zugänglich. Weder bei T. noch bei S. finden sich irgendwelche Angaben über Ort und Zeit des Erscheinens dieser Veröffentlichung.

Ebenfalls mit dem Trennungsgewebe der Compositenfrüchte beschäftigt sich Vrgočs Arbeit[33], die weniger sorgfältig ist als die eben besprochene. Die Zwillingshaare werden mehrfach erwähnt und völlig unrichtig gezeichnet; es wird festgestellt, daß sie dank ihrer Beweglichkeit „bei der Abgliederung der Frucht eine große Rolle spielen". Ein kurzer Hinweis auf diese Funktion findet sich schließlich ebenfalls bei Netolitzky[23], der kurz über Hanauseks nnd Vrgočs Arbeiten referiert. —

Wie dieser Überblick zeigt, befassen sich die vorliegenden Arbeiten ausführlicher nur mit der Funktion der Zwillingshaare. Die auffallenden Phänomene ihres Verschleimens und ihrer Aufrichtung bei Wasserzutritt werden bei den verschiedenen Autoren eingehend und im großen und ganzen übereinstimmend beschrieben. Über den Bau dieser Trichome, die morphologische und anatomische Beschaffenheit namentlich ihres basalen Teiles, sowie über ihre Insertion in der Epidermis finden sich dagegen nur vereinzelte, gewöhnlich recht dürftige Angaben, die meist auf oberflächlichen Beobachtungen beruhen und deshalb in den angeführten Veröffentlichungen sehr auseinandergehen, ja, sich zum Teil sogar völlig widersprechen. Einer Anregung von Herrn Prof. Dr. R. Pilger (Berlin-Dahlem) folgend, unternahm ich es daher, die Zwillingshaare der Compositen eingehend in Bezug auf ihre Morphologie und Anatomie, sowie auf den systematischen Wert ihrer Ausbildungsformen zu untersuchen. Als Grundlage hierzu diente mir die oben besprochene Arbeit von Hanausek[8]; denn während die früheren Autoren nur physiologische Haartypen unterscheiden, d. h. solche, die in funktioneller Hinsicht voneinander abweichen, stellt Hanausek erstmalig einen morphologischen Grundtypus auf, dessen Variabilität er an — allerdings nur wenigen — Beispielen demonstriert.

## Methodik.

Bereits zu Beginn meiner Untersuchungen mußte ich feststellen, daß mit den gewöhnlichen Methoden der mikroskopischen Untersuchung, wie der Anfertigung von Zupfpräparaten und Handschnitten, einwandfreie Ergebnisse nicht zu erzielen waren. In Zupfpräparaten läßt sich zwar der Bau der oberen Haarpartien gut erkennen; an der Basis dagegen ist das Haar umgeknickt, und das meist kräftig entwickelte Schwellpolster verwehrt den Einblick in die Basalzelle. Auch die Haarinsertion ist in der Aufsicht selbstverständlich nicht zu erkennen. Mit Rasiermesser und Handmikrotom lassen sich brauchbare Längsschnitte durch die Frucht wegen ihrer meist geringen Größe und der häufig sehr starken Verholzung der Fruchtschale kaum anfertigen; gelingt wirklich einmal ein solcher Schnitt, so sind durch das Einquetschen zwischen Holundermark die Haare deformiert oder gar abgerissen. (Auch aus diesen Schwierigkeiten erklärt sich wohl zum Teil die Ungenauigkeit der Beobachtungen der älteren Autoren.) So blieb denn, um zu guten Ergebnissen zu gelangen, als einzige Möglichkeit die Anfertigung von Mikrotomschnitten, die ich in größerem Maßstabe vornahm.

Aus den reichhaltigen Beständen des Botanischen Gartens, sowie aus dem Generalherbar des Botanischen Museums zu Berlin-Dahlem stand mir ausreichendes Untersuchungsmaterial zur Verfügung. An lebendem Material aus dem Botanischen Garten wurden alle Stadien vom jungen, eben angelegten Blütenköpfchen bis zur völligen Reife gesammelt; das Material wurde in sechzigprozentigem Alkohol, reife Achänien z. T. auch trocken, aufbewahrt. Die jüngeren Stadien, die zur Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Haare herangezogen wurden, fixierte ich zuvor nach den Methoden von Juel (Zinkchloridgemisch) bzw. Nawaschin (Chromessigsäure-Formalin). Mit dem letztgenannten Verfahren erhielt ich weitaus bessere Ergebnisse.

Das den Exsikkaten des Herbars entnommene Material wurde zunächst in Wasser aufgeweicht, kurz aufgekocht und anschließend ebenfalls in sechzigprozentigen Alkohol übergeführt. Um bei den zu schneidenden größeren Objekten ein gleichmäßiges Durchdringen des Perikarps mit den verschiedenen Medien zu erzielen, wurden die Achänien unter dem Präpariermikroskop seitlich aufgeschlitzt und die Embryonen daraus entfernt; die Objekte kamen sodann in Alkoholstufen steigender Konzentration, anschließend in Xylol, dem nach und nach Paraffin zugesetzt wurde. Je nach der Härte des Objekts, d. h. dem Grade der Verholzung der Fruchtschale, wurden verschiedene Paraffinsorten verwandt; in der Mehrzahl der Fälle erwies sich Paraffin vom Schmelzpunkt 56—58° als geeignet. Die Objekte wurden dann stets längere Zeit, mindestens eine Woche, in reinem Paraffin im Thermostaten aufbewahrt.

Wegen der Feinheit der Haare wählte ich als Stärke der Mikrotomschnitte 7 $\mu$; zur Ergänzung des Bildes fertigte ich neben den Achänienlängsschnitten fast stets auch noch Querschnitte an.

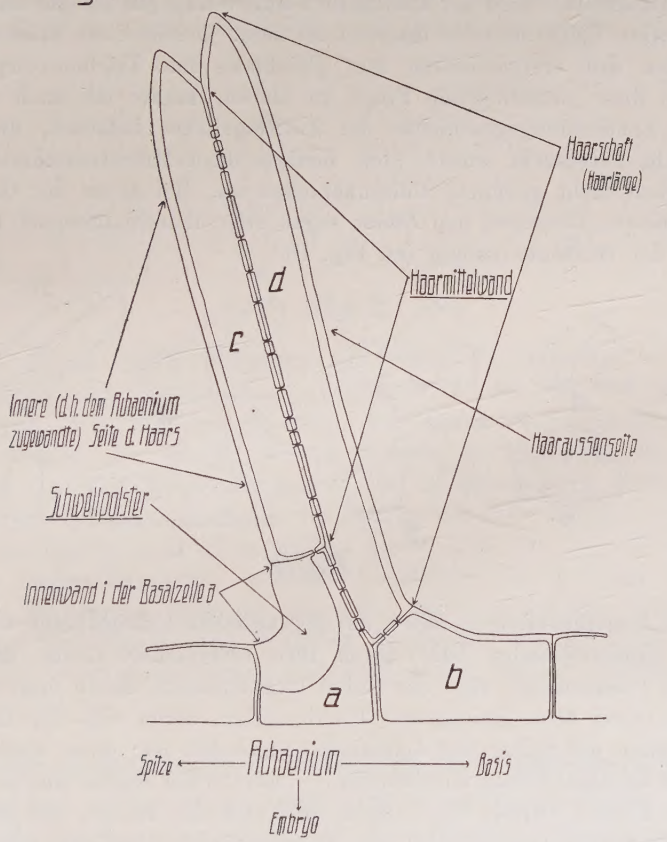
Die fertigen Schnitte wurden nach verschiedenen Methoden gefärbt. Ich versuchte zunächst die metachromatische Färbung (nach Schwarz[29]) mit Diaminblau. Weiterhin nahm ich probeweise Färbungen mit Methylenblau und Gentianaviolett vor. Da die genannten Methoden keine recht befriedigenden Ergebnisse zeitigten, verwandte ich zuletzt ausschließlich eine zweiprozentige Safraninlösung in fünfzigprozentigem Alkohol, die die oft verschleimenden Wandverdickungen vorzüglich färbte und gute Bilder ergab. In dieser Farblösung verblieben die Schnitte 24 Stunden; vor dem Einbetten in Kanadabalsam wurden sie zum Differenzieren kurz in Säurealkohol, darauf wieder durch die steigende Alkoholreihe über absoluten Alkohol in Xylol übergeführt.

Von den durchschnittlich 1500 Achänienlängsschnitten, die für jede untersuchte Art hergestellt werden mußten, konnten nach erfolgter Färbung bei der Untersuchung natürlich nur diejenigen berücksichtigt werden, die das meist gewölbte Achänium genau in der Mitte getroffen hatten. Von den besten dieser Präparate wurden mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates Zeichnungen hergestellt. Die dabei angewandte Vergrößerung mußte verschieden gewählt werden; sie richtete sich nach der jeweiligen

Größe der Haare. Da in den Mikrotomschnitten meist nur die basalen Haarpartien genau im Längsschnitt getroffen werden, mußte ich diese Zeichnungen vielfach mit solchen kombinieren, die nach Zupfpräparaten hergestellt waren. Auf die Anfertigung einer großen Zahl von Zeichnungen legte ich besonderen Wert, da diese bei dem oft komplizierten Bau der Haare weit instruktiver als umfangreiche Beschreibungen sind.

Die in den nachfolgenden Ausführungen angewandten, auf die Zwillingshaare bezüglichen termini technici und abgekürzten Bezeichnungen für die einzelnen Elemente des Trichomkomplexes sind in der Figur A erklärt, die ein schematisiertes Zwillingshaar darstellt.

Fig. A. Zwillingshaar-Schema




a/b } Basalzellen  c } Haarzellen

a+c: Innere ~, b+d: Äussere Haarhälfte

# Vergleichende Untersuchungen über die Zwillingshaare der Compositen.

## A. Allgemeiner Teil.

### I. Entwicklungsgeschichte.

In den oben besprochenen Arbeiten findet sich die Angabe, daß das Zwillingshaar typisch aus drei Zellen, nämlich zwei langen Haarzellen (c und d) und einer Basiszelle (a) besteht; teilen sich die ersteren nochmals durch Querwände, so wird das Haar vier- oder fünfzellig.

Vergleicht man diese Beschreibungen mit dem Bild, das sich schon in einem Zupfpräparat z. B. von einem *Aster*- oder *Erigeron*-Perikarp unter dem Mikroskop bietet, so wird man sogleich auf einen Widerspruch aufmerksam. Nur die Haarzelle c sitzt der Basalzelle a auf; d dagegen scheint auf einer a benachbarten Epidermiszelle inseriert zu sein. Gehört diese Epidermiszelle neben den drei erstgenannten nun gleichfalls dem Trichomkomplex an?

Um diese grundlegende Frage zu klären, mußte ich mich zunächst mit der Entwicklungsgeschichte der Zwillingshaare befassen, die bisher noch nicht untersucht wurde. Ich fertigte dazu Mikrotomschnitte durch junge, noch nicht geöffnete Blütenköpfchen an. Bei Arten der Gattungen *Aster, Erigeron, Chrysopsis* und *Felicia* ergab sich übereinstimmend folgender Verlauf der Haarentwicklung (cf. Fig. B):

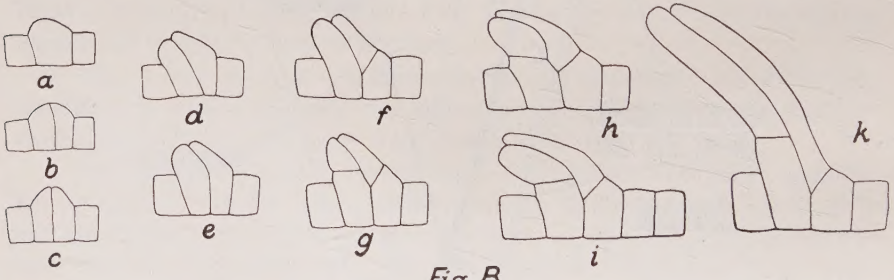



*Fig. B.*

Die Haarinitialzellen fallen am jugendlichen Fruchtknoten unter den anderen Epidermiszellen bald durch ihre erheblichere Größe und ihren reicheren Plasmainhalt auf. Sie teilen sich zunächst durch eine antikline Wand in zwei etwa gleichgroße Tochterzellen, deren eine der Basis und deren andere der Spitze des Achäniums zugekehrt ist; diese wachsen nun in engem Zusammenhang miteinander — nur an der Spitze sind sie frei — zu einer kleinen Papille aus. Bald teilt sich die untere, der Achänienbasis zugekehrte Tochterzelle; die Trennungswand verläuft schräg, und zwar derartig, daß sie die zuerst angelegte Wand in einem nach der Achänienoberfläche geöffneten, mehr oder weniger spitzen (nur bei einigen Arten fast in einem rechten) Winkel trifft. Anschließend teilt sich auch die andere, aus der ersten Teilung hervorgegangene Zelle durch eine perikline Wand, die etwas oberhalb der Außenperipherie der Epidermis-

zellen angelegt wird [1]). Die beiden zuletzt abgegebenen Zellen wachsen hierauf nebeneinander zu halbzylindrischen, am Ende mehr oder weniger zugespitzten oder abgerundeten „Haârzellen“ aus. Die Initialzelle hat sich somit in insgesamt vier Tochterzellen aufgeteilt; diese Zahl kann mitunter dadurch erhöht werden, daß sich auch die Haarzellen nochmals durch Querwände teilen; doch sind diese Fälle im allgemeinen von untergeordneter Bedeutung.

Die Entwicklungsgeschichte zeigt also, daß das Zwillingshaar typisch einen vierzelligen Trichomkomplex mit zwei Basal- und zwei Haarzellen darstellt. Bei allen Haartypen, die ich untersuchte, seien sie in reifem Zustande auch noch so verschieden, verlaufen die geschilderten Entwicklungsschritte in gleicher Weise — mit einer Ausnahme, nämlich bei den etwas anders gebauten Zwillingshaaren gewisser Mutisieen, für die ich als Beispiel Arten der Gattungen *Gerbera* und *Perezia* untersuchte (cf. Fig. C).

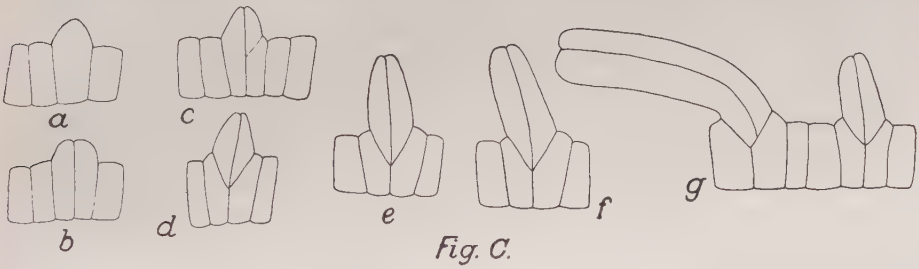



*Fig. C.*

Die ersten beiden Teilungen der Initialzelle verlaufen bei diesem etwas modifizierten Haartypus in gleicher Weise wie bei dem allgemein verbreiteten, eben beschriebenen Typ. Abweichend ist jedoch die Stellung jener Querwand, die bei der dritten Teilung die Haarzelle der inneren Haarhälfte von ihrer Basalzelle trennt. Sie verläuft nämlich nicht periklin, sondern, wie bei der Außenhälfte des Haares, ebenfalls schräg, so daß die beiden Haarhälften sich spiegelbildlich gleich sind. Der eigentliche, d. h. aus den beiden Haarzellen gebildete Haarkörper ist demnach zwischen den zwei Basalzellen keilartig inseriert. Dieser Haartypus scheint auf Arten der Unterfamilie der Mutisieen beschränkt zu sein; die gleiche Reihenfolge der Teilungsschritte deutet darauf hin, daß er von dem ersten Typ abgeleitet ist. —

## II. Der morphologisch einfachste Zwillingshaartypus.

Verfolgen wir nun diesen verbreiteten ersten Typus weiterhin. Nehmen wir an, daß die Haarzellen weiterhin zusammenbleiben und sich verlängern, wobei nur ihre Enden spitz auseinanderweichen; daß alle Elemente des

[1]) Die Entwicklungsgeschichte der Zwillingshaare gleicht also der der Köpfchenhaare von *Ribes sanguineum* Pursh. in ihren ersten Stadien; auch die Drüsen- und Zottenhaare an den vegetativen Teilen von Compositen und Pflanzen anderer Familien zeigen eine ähnliche Entwicklung (Rauter[25]).

Trichomkomplexes noch etwas wachsen, an ihren Wänden gleichmäßig geringe Verdickungen ablagern und dann bei der Reife des Achäniums absterben, — so gelangen wir zu einem morphologisch sehr einfachen Zwillingshaartypus. Wir finden ihn z. B. bei *Ageratum conyzoides* L. (Fig. 4b), *Eupatorium cannabinum* L. (Fig. 5c), *Arnica montana* L. (Fig. 44c—e) u. a.

Ich habe bewußt davon Abstand genommen, eine größere Anzahl festumrissener Haartypen aufzustellen. Wie meine speziellen Untersuchungen zeigen, bildet schon fast jede der von mir untersuchten Tubuliflorenarten einen eigenen Haartyp aus; um sämtliche in der Familie vorhandenen Typen zu erfassen, wäre es also erforderlich, wenigstens bei den Tubuliflоren alle Arten zu untersuchen. In Anbetracht der Größe der Familie und der Langwierigkeit der mikrotechnischen Methoden ist dies aber natürlich nicht möglich. So mußte ich mich darauf beschränken, einige Vertreter aus allen größeren Sippen der Familie herauszugreifen und genauen vergleichenden Untersuchungen zu unterziehen. Schon diese ausgewählten Beispiele ergeben ein Bild von der Mannigfaltigkeit der vorhandenen Haartypen, die sich wohl aus einer gemeinsamen Grundform entwickelt haben. Diesem hypothetischen Ausgangstyp muß in morphologischer Hinsicht das *Ageratum-*, *Arnica-*, *Eupatorium*-Haar sehr nahe stehen. So bildet dieser Typus einen brauchbaren Ausgangspunkt, um nun einmal an Hand einer Anzahl von Beispielen die Modifikationsmöglichkeiten seiner einzelnen Elemente zu besprechen, wie sie sich bei anderen Arten und Gattungen realisiert finden.

## III. Modifikationen des einfachsten Typus.

### 1. Basalzellen.

Betrachten wir zunächst die Basalzellen. Bei dem einfachsten Typus sind a und b gleichartig ausgebildet; sie weisen keinerlei besondere Differenzierungen auf und unterscheiden sich von den übrigen Epidermiszellen nur durch ihre gewöhnlich etwas geringere Größe. Von ähnlich einfachem Bau sind beide Basalzellen bei den Haaren von *Ceruana pratensis* Forsk.; hier übertreffen sie jedoch die Epidermiszellen an Größe: sie sind in ihrem oberen Teil stark ausgewölbt (cf. Fig. 10d, f).

Eine geringere Auswölbung beider Basalzellen unter gleichzeitiger starker Verdickung ihrer Außenwände ist bei *Perezia multiflora* Less. festzustellen (Fig. 58b, c).

Im Gegensatz zu diesen wenigen Beispielen sind in den meisten Fällen die Basalzellen a und b erheblich voneinander unterschieden. Während b häufig einer gewöhnlichen Epidermiszelle gleicht, weist a im allgemeinen stärkere Differenzierungen auf.

#### Basalzelle a.

Da sind zunächst einmal die bereits von älteren Autoren erwähnten und z. T. auch beschriebenen einseitigen, häufig stark quellbaren Verdickungen ihrer Innenwand zu nennen, in denen man schon früher hygro-

skopische Bewegungsapparate („Schwellpolster") erkannte. Sie werden im Verlauf der Haarentwicklung nach und nach abgelagert (Fig. 12d). Am völlig ausgereiften Haar erscheinen sie gewöhnlich homogen, lassen aber nicht selten auch eine Gliederung in zwei Schichten erkennen, die in verschiedenem Maße Farbstoffe aufnehmen. Mitunter ist diese Schichtung erst bei der Färbung mit Methylenblau, Safranin usw. zu erkennen (*Charieis heterophylla* Cass.).

Bei *Doronicum Pardalianches* L. u. a. Arten ist die zuerst angelegte, also innerste Schicht des Schwellpolsters schon von Natur fast farblos und färbt sich auch nur wenig mit Safranin. Die zweite Schicht hebt sich hiervon durch intensive Farbstoffaufnahme gut ab. Gewöhnlich ist diese Sekundärschicht erheblich schwächer als die primäre, mitunter aber auch (*Charieis*, Fig. 12f) nahezu gleich stark. Diese zweite Schicht ist sehr quellungsfähig; sie kann noch mehr oder weniger deutlich in sich geschichtet sein; in diesen Fällen ist es oft schwer zu sagen, ob es sich bei den zuletzt gebildeten Schichten wirklich noch um Wandverdickungen oder aber um freien, gleichmäßig verteilten Zellinhalt handelt. *Anaphalis triplinervis* (Sims.) Clarke z. B. hat in der Basalzelle a ein farbloses Schwellpolster, von dem sich deutlich eine gelbliche Substanz abhebt, die die Zelle in gleichmäßiger Verteilung völlig ausfüllt und wohl mit der sonst nur schwächer entwickelten sekundären Verdickungsschicht identisch ist (Fig. 21a, b). Von einer eigentlichen „Wandverdickung" kann man indessen hier nicht mehr sprechen, zumal keine Schichtung vorhanden ist. Wie schon Hanausek[8] sagt, sind „diese Details sehr schwierig zu beobachten und zu deuten".

Im ungefärbten Präparat erscheint die Sekundärschicht meist bläulich; das geschilderte Verhalten bei *Anaphalis triplinervis* stellt eine Ausnahme dar. Die Primärschicht des Schwellpolsters ist, wie gesagt, farblos oder mit gelblichen bis tief dunkelbraunen Farbstoffen imprägniert (*Blepharispermum brachycarphum* Mattf.).

Die Größe der gesamten Verdickung ist bei den Arten sehr verschieden. Bei den genannten *Doronicum*- und *Blepharispermum*-Species, sowie bei *Helianthus annuus* L. (Fig. 29a, b) z. B. ist sie im Verhältnis zur Basalzelle von sehr geringer Größe. Die Haare anderer Compositenarten haben stattlichere Schwellpolster; bei *Sanvitalia procumbens* Lam. (Fig. 30d), *Galinsoga quadriradiata* R. et P. (Fig. 32a, b) u. a. füllt es sogar die ganze Zelle bis auf ein schmales Lumen aus. Mit der angrenzenden Radialwand der benachbarten Epidermiszelle ist das Schwellpolster entweder nur an deren oberem Rande verwachsen (*Inula Conyza* DC., Fig. 25a) oder häufig auch weiter nach unten hin; nicht selten umgreift es sie sogar völlig (*Xeranthemum*, Fig. 54a, 55a).

Nun kann die Basalzelle a in anderen Fällen auch gleichmäßige starke Wandverdickungen ausbilden, so daß das Lumen zentral liegt, wie bei *Gaillardia amblyodon* F. Gay (Fig. 38b, c), *Arctotis stoechadifolia* L. (Fig. 52e—g). Die Entwicklungsgeschichte derartig ausgestatteter Haare

zeigt aber, daß auch hier mit der Ablagerung der Verdickungsschichten auf jener Seite begonnen wird, auf der sich bei anderen Arten das Schwellpolster befindet. Also handelt es sich hier um einen abgeleiteten Typ, bei dem das Schwellpolster reduziert worden ist. Bei anderen Arten, deren Haare, wie die der vorgenannten, infolge anderweitiger Ausgestaltung das Schwellpolster reduziert und damit jede hygroskopische Bewegungsfähigkeit verloren haben (*Blepharispermum*, Fig. 19a—c, *Helichrysum roseum* [Hook.] Benth., Fig. 23a—c), lassen sich auch in reifem Zustande an dieser Seite der Basalzelle a immer noch rudimentäre stärkere Wandverdickungen beobachten. Wahrscheinlich stellt deshalb ein wenig differenziertes Haar mit einfachem großem Schwellpolster, wie wir es heute etwa bei *Aster*- und *Erigeron*-Arten sehen, den primitivsten der rezenten Typen dar, der sich wohl schon in weit zurückliegender Zeit aus dem anfangs geschilderten hypothetischen Grundtypus entwickelt hat. Wenn wir heute bei vielen Eupatorieen (*Ophryosporus, Ageratum, Eupatorium* u. a.) Haarformen beobachten, die scheinbar einen sehr ursprünglichen, noch nicht mit Schwellpolster versehenen und morphologisch noch nicht fixierten Typus darstellen, so müssen wir trotz der systematisch niederen Stellung dieser Unterfamilie annehmen, daß es sich hier um durch sekundäre Rückbildungen morphologisch einfach gewordene, nicht aber um urspüngliche Haartypen handelt; denn häufig haben einzelne Haare auch dieser Arten noch Schwellpolsterrudimente (Fig. 3a; 7i). —

In ursächlichem Zusammenhang mit der Ausbildung von Schwellpolstern steht als weiteres Ausdifferenzierungsmoment der Basalzelle a die Tendenz, diese Zelle in der Längsrichtung nach oben zu strecken. Es ist ja ohne weiteres verständlich, daß ein Schwellpolster nur dann funktionsfähig ist, wenn es von zwei Seiten her angreifen kann. Also muß die Wand, der es anliegt, nach oben hin umgebogen und verlängert sein (Fig. A, i). Entsprechend ist die Basalzelle bei allen Haartypen, die Schwellpolster aufweisen, nach oben verlängert; ist das Schwellpolster reduziert oder völlig abortiert, so ist a meist nicht wesentlich höher als die Epidermiszellen (*Jaumea Chevalieri* O. Hoffm., Fig. 35a; *Gerbera Kunzeana* A. Br. et Aschers., Fig. 57b, c).

Häufig ist auch eine mehr (*Xeranthemum*, Fig. 54a, 55a) oder weniger (*Chrysopsis villosa* Nutt., Fig. 8b) starke Ausbauchung der Basalzelle nach unten hin festzustellen, die so weit gehen kann, daß a unter die angrenzenden Epidermiszellen greift und sie teilweise oder ganz emporhebt. Derartige Ausbildungen stehen im Zusammenhang mit der physiologischen Leistung der Haare, von der im nächsten Kapitel noch die Rede sein wird. — Die

### Basalzelle b,

die die Haarzelle d trägt, unterscheidet sich morphologisch im allgemeinen nicht wesentlich von den Epidermiszellen. Mitunter sind ihre Wandverdickungen stärker; sie sind normalerweise symmetrisch. Wenn einseitige Wandverdickungen vorkommen, handelt es sich nur um Haar-

mißbildungen, die gewöhnlich nur ganz vereinzelt zwischen normalen Zwillingshaaren zu beobachten sind (*Chrysopsis villosa* Nutt., Fig. 8a, b). Eine Ausbauchung dieser Basalzelle nach unten habe ich nur bei *Felicia amelloides* (L.) Schlecht. feststellen können (Fig. 14a, b).

## 2. Haarzellen.

Während die Basalzellen a und b, wie aus diesen Ausführungen hervorgeht, an ein und demselben Haar fast ausnahmslos verschiedenartig ausdifferenziert sind, stimmen die Zellen c und d, die den eigentlichen Haarkörper bilden („Haarzellen"), untereinander in ihrem Bau meist völlig überein, sind also spiegelbildlich gleich; nur an der Basis unterscheiden sie sich natürlich durch ihre vielfach verschiedenartige Insertion. Die Haarhälften[1]) sind ungefähr gleich lang, geringe Differenzen allerdings sind fast stets vorhanden. Untersucht man ein Achänium, so kann an einem Haar die innere, an einem direkt benachbarten die äußere Haarhälfte länger sein, und umgekehrt. In der Regel sind also derartige kleine Längenunterschiede völlig bedeutungslos; nur bei *Doronicum-*, *Liatris-* und *Vernonia*-Arten scheint in der Mehrzahl der Fälle die hintere Haarhälfte von geringerer Länge zu sein.

Bezüglich der Wandverdickungen der Haarzellen gilt das gleiche, was schon für die Basalzelle a gesagt wurde; auch hier sind neben der stets vorhandenen, das ganze Haar überziehenden, in trockenem Zustand wellig gelagerten Cuticula mindestens zwei Schichten zu unterscheiden, deren innere in bei den Arten verschieden starkem Maße quellungsfähig ist; und geschichtete Schleimmassen, die im Zusammenhang mit der Zellwand das gesamte Zellinnere ausfüllen, kommen auch hier vor (*Charieis heterophylla* Cass., Fig. 12e—g; *Townsendia Fendleri* A. Gray, Fig. 16a, b). Die Wandverdickungen sind entweder konzentrisch gelagert, oder, namentlich wenn sie von beträchtlicherer Stärke sind, hauptsächlich an den Außenpartien der Wände, so daß die gemeinsame Berührungswand der Haarzellen relativ dünn ist (*Catananche coerulea* L., Fig. 59a—d). Diese Wand ist oft mit runden, länglichen oder schlitzförmigen Tüpfeln versehen, durch die die Haarzellen miteinander kommunizieren.

Mitunter teilen sich an einzelnen Haaren die Haarzellen (oder wenigstens eine) nochmals durch Querwände. Ein solches Verhalten ist aber, ebensowenig wie ihre Länge, ein durchgängiges oder gar arteigentümliches Merkmal. Nur die hochdifferenzierten Haare des schon mehrfach erwähnten *Blepharispermum* scheinen stets aus mehr als vier, nämlich mindestens sechs Zellen aufgebaut zu sein. Die unteren Haarzellen sind hier stark ausgebaucht, was ich bei keiner anderen Art bemerkte.

---

[1]) Die Betrachtung der Spitzen, d. h. freien Enden von c und d, läßt wegen der Verschiedenartigkeit der basalen Insertion dieser Zellen keinen Vergleich hinsichtlich ihrer Länge zu. Ich wende daher den Ausdruck Haar-„Hälfte" an, worunter ich je eine Basalzelle mit ihrer zugehörigen Haarzelle verstehe.

Die Haarzellen sind entweder völlig miteinander verwachsen, was besonders bei Schleimhaaren der Fall ist, oder sie trennen sich an ihrer Spitze, wobei jede Haarzelle die Form eines bald kürzeren, bald längeren Kegels annimmt. Bei gewissen Arten haben die Haarzellspitzen eine etwas gebogene Form und spreizen so auseinander, daß das Haarende einem kleinen zweiarmigen Anker ähnlich wird (*Elephantopus scaber* L.; *Perezia multiflora* Less., Fig. 58d—f); bei anderen Arten sind sie eingerollt, entweder gemeinsam nach einer Seite (*Sanvitalia*, Fig, 28i—k), oder einzeln nach zwei Seiten (*Ceruana pratensis*, Fig. 10d; *Townsendia Fendleri*, Fig. 16b). — Im allgemeinen kann man angeben, ob die Achänienhaare einer bestimmten Art stumpf oder zweispitzig enden; es gibt aber auch Arten, bei denen die Haarenden in allen nur erdenklichen Formen ausgebildet sind (*Helichrysum roseum*, Fig. 23d—i). —

Betrachten wir nun noch einmal rückblickend die zahlreichen Modifikationsmöglichkeiten jedes der vier Elemente des Zellkomplexes, so wird ohne weiteres klar, wie durch ihre verschiedenartigste Kombination jene Mannigfaltigkeit der Ausbildungsformen eines ursprünglichen Typus entstand, die uns heute innerhalb der großen Familie entgegentritt. Die Gründe zur Differenzierung dieser zahlreichen Modifikationen sind zum großen Teil ökologischer Natur: Durch funktionelle Anpassungen spaltete sich der primitive, mehr oder weniger indifferente Ausgangstypus (cf. II) in eine Anzahl physiologisch und auch morphologisch verschiedener Formen auf.

## IV. Die Funktionen der Zwillingshaare.

Eine Abhandlung der Funktionen der Zwillingshaare gehörte eigentlich nicht in den Rahmen einer Arbeit, die, wie die vorliegende, morphologische und systematische Momente in den Vordergrund der Betrachtung stellt. Doch fallen gerade bei diesen Haaruntersuchungen Morphologie und Anatomie fast zusammen; und eine anatomische Betrachtung wird nur dann fruchtbar sein, wenn sie sich bemüht, jener Frage gerecht zu werden, die sich hier immer wieder von selbst aufwirft: „Wie stimmen Bau und Funktion miteinander überein?“ Der Bau erklärt die Funktion; und umgekehrt finden gewisse komplizierte Baueigentümlichkeiten ihre Erklärung erst durch die Kenntnis der Funktion, die sich bei diesen Haaren nicht selten auf den ersten Blick zu erkennen gibt. So wäre meine Arbeit fragmentarisch, wenn sie nicht, wenigstens in Kürze, diese physiologischen Gesichtspunkte mit berücksichtigte.

Die älteren Autoren haben ja, wie schon gesagt, ihr Hauptaugenmerk bei der Betrachtung der Zwillingshaare auf ihre Funktion gerichtet. In den einschlägigen Arbeiten findet sich meist die Angabe, daß „die“ Funktion der Haare das Festhalten der Frucht am feuchten Substrat sei; es wird auch schon darauf hingewiesen, daß dies bewerkstelligt wird 1. durch einfaches Spreizen der Haare, wobei das Achänium am Boden festgeklammert wird, und 2. dadurch, daß die Haare Schleimmassen ausscheiden, die die Frucht mit Erdpartikeln verkleben.

Das physiologische Verhalten der Haare zahlreicher Arten bringt diese Funktion so klar zum Ausdruck, daß den obigen Angaben kaum noch etwas hinzuzufügen ist. Der ursprüngliche Haartyp ist also zu zwei physiologisch (und dadurch auch morphologisch) differenten Ausprägungsformen modifiziert worden, die auf verschiedenem Wege den gleichen Effekt bewirken und deren jede in ihrer Art als zweckmäßig bezeichnet werden kann. Verschleimende Samen und Früchte kommen ja bekanntlich bei Pflanzen zahlreicher Verwandtschaftskreise vor, und es liegt auf der Hand, daß größere, von der Epidermis oder ihren Anhängen produzierte Schleimschichten eine dauerhafte Befestigung im Erdreich gewährleisten. Und ebenso werden die nicht verschleimenden, hygroskopisch beweglichen Zwillingshaare bei Befeuchtung mit ihren Spitzen in die Unebenheiten des Bodens eindringen und beim Austrocknen zum Teil in dieser Stellung zurückgehalten werden, wenn sich unter dem Einfluß der Trockenheit der Pappus wieder entfaltet hat, so daß die Frucht im Boden verankert ist und Luftbewegungen sie nicht mehr weitertragen können.

Mit dieser Art der Fruchtbefestigung im Erdboden aufs engste verknüpft und offensichtlich daraus abgeleitet ist eine weitere Funktion vieler Zwillingshaare, die der Wasseraufnahme.

Wasseraufnahme ist, wie wir sahen, in geringem Maße schon notwendig, um das Schwellpolster zum Quellen, und damit das Haar zur Aufrichtung zu bringen. Weist das Haar, abgesehen von dem Schwellpolster, nur schwache und wenig quellungsfähige Wandverdickungen auf, so ist es klar, daß, ebenso schnell wie die Wasseraufnahme, auch wieder die Wasserverdunstung durch dieselben erfolgt. Hier hat sich nun bei einer Anzahl von Arten die Tendenz herausgebildet, das aufgenommene Wasser mittels besonderer Einrichtungen länger festzuhalten und es auch noch anderen Zwecken dienstbar zu machen.

Zum Festhalten des Wassers dienen zunächst die schon in Teil III besprochenen, in verschiedenem Grade quellbaren Wandverdickungen der Haarzellen, die bei zahlreichen Arten in wechselnder Stärke und Konsistenz angelagert werden. Bei *Helianthus annuus* L., *Doronicum Pardalianches* L. u. a. Arten sind die Haarzellenwände nur schwach verdickt; *Aster Linosyris* Bernh. u. a. Arten haben in den genannten Zellen bereits stärkere, intensiv quellungsfähige Wandverdickungen. Noch ausgesprochener sind dieselben bei *Xeranthemum annuum* L., *Aphanostephus ramosissimus* DC., *Odontospermum maritimum* (L.) Schulz Bip., *Felicia amelloides* (L.) Schlecht. (die Reihenfolge entspricht dem zunehmendem Maße der Verdickung); schließlich gelangen wir zu extremen Formen wie *Gerbera Kunzeana* A. Br. et Aschers., die nach Befeuchtung fast kein Lumen mehr erkennen lassen. Als physiologisch gleichwertig wären hier auch die von zylindrisch geschichteten Schleimmassen erfüllten Haarzellen von *Townsendia Fendleri* A. Gray und *Charieis heterophylla* Cass. zu nennen.

Nicht wenige dieser Haare zeigen in ihrer Spitzenregion eine stärkere Quellungsfähigkeit; man erkennt das schon bei *Pechuel-Loeschea Leubnitziae* (O. Ktze.) O. Hoffm. (Fig. 18a, b) und *Tagetes patula* L. (Fig. 40b), besonders

deutlich aber bei *Bellis perennis* L., *Felicia tenella* (L.) Nees (Fig. 15b) u. a. Die Ungleichmäßigkeit der Quellung geht hier so weit, daß das Haar nach Wasserzutritt einer kleinen Keule gleicht[1]). Ein Austritt des gequollenen Zellinhalts zwecks äußerer Verschleimung findet jedoch, wie auch in allen vorgenannten Fällen, normalerweise nicht statt, selbst wenn die Früchte tagelang in Wasser liegen. (Bei einigen Arten kann man durch Aufkochen, Behandlung mit Kalilauge, Chloralhydrat usw. künstlich ein Austreten des Zellinhalts hervorrufen.)

Derartige Haare, die zur inneren Verquellung und inneren Verschleimung befähigt sind, wie ich diese Erscheinungen bezeichnen möchte, können wohl kaum ein Festhalten der Frucht am Substrat bewirken. Dagegen sind sie sehr wohl in der Lage, einmal aufgenommene Feuchtigkeitsmengen längere Zeit festzuhalten, denn der wasserbindende Schleim ist im Inneren der Zelle besser vor dem Austrocknen geschützt, als wenn er nach außen abgeschieden würde. Das letztgenannte Verhalten, das wir heute bei zahlreichen Senecioneen und Inuleen beobachten, ist deshalb offenbar in erster Linie für die Befestigung der Frucht, weniger für den Wasserhaushalt von Bedeutung. (Dies spricht auch Mohl[21] aus.) Doch dürften diese schleimproduzierenden Haare phylogenetisch aus Typen mit innerer Verschleimuug hervorgegangen sein. Stellt man sich vor, daß die Verschleimung der Mittellamelle noch etwas weiter geht als bei *Felicia tenella*, daß sich die Haarzellen voneinander trennen und ihren verquollenen Inhalt entlassen, so gelangt man bereits zu einem Typ wie *Senecio sagittatus* (Vahl.) DC. (Fig. 46).

Ich möchte an dieser Stelle erwähnen, daß bei äußerer Verschleimung der Austritt der Schleimballen aus den Haarzellen nicht „durch kreisrunde Löcher" erfolgt, wie die älteren Autoren behaupten, sondern nach meinen eingehenden Beobachtungen durch Verquellung der Mittellamelle der den beiden Haarzellen gemeinsamen Wand, wobei sich die Haarzellen voneinander trennen und an der Stelle, wo sie zuvor aneinandergrenzten, seitlich den Schleim austreten lassen. Nur vereinzelt geht die Quellung des Schleims rascher als die der Mittellamelle vor sich, so daß die Schleimballen durch ihre plötzliche große Volumenzunahme die Zellwand an der Spitze durchstoßen.

Nun wäre das Vorkommen solcher verquellender Wandverdickungs- und Schleimschichten allein noch kein hinreichend überzeugendes Argument für die Funktion der Wasseraufnahme. Es gibt indessen noch zahlreiche Baueigentümlichkeiten am Compositenperikarp, die dafür sprechen. Am

[1]) Über die Gründe dieser Ungleichmäßigkeit dürfte eine systematische Untersuchung des Chemismus der verschiedenartigen Wandverdickungen Aufschluß geben, die indessen nicht mehr in den Rahmen der vorliegenden Arbeit gehört. Nach Färbungsversuchen, die ich gelegentlich mit den bekannten Reagentien (Chlorzinkjod, Rutheniumrot, Phloroglucin-Salzsäure usw.) vornahm, bestehen die subkutikularen Wandverdickungen aus Zellulose und Pektinstoffen; eine Verholzung des Haarschaftes, die verschiedene Autoren angeben, konnte ich in keinem der untersuchten Fälle feststellen. Das Schwellpolster scheint stark kutinisiert zu sein.

Haar selbst ist zunächst einmal die meist starke Wandtüpfelung seiner Elemente zu erwähnen, die eine rasche und gleichmäßige Verteilung der aufgenommenen Feuchtigkeit ermöglicht. Des weiteren weise ich auf die oft vorhandene Tendenz zur Ausbauchung einzelner Elemente des Trichomkomplexes hin, der, wie wir im III. Kapitel sahen, jede der typisch vorhandenen vier Zellen folgen kann. Die ausgebauchten Zellen, seien es a, b, c oder d, sind stets völlig leer, ihre oft enorme Größe gibt einen Begriff von dem Ausmaß der möglichen Wasseraufnahme; man erhält ihn auch, wenn man, z. B. bei *Ceruana pratensis* Forsk., den kollabierten Zustand dieser Zellen in einem entwässerten Präparat (Mikrotomschnitt in Kanadabalsam; Fig. 10b, c) mit dem Anblick vergleicht, den dieselben in verdünntem Alkohol oder Wasser bieten (Fig. 10d, f).

In der Mehrzahl der Fälle zeigt jedoch nur die Basalzelle a eine Ausbauchung; sie erfolgt in dem Sinne, daß die basale Wand dieser Zelle stark vergrößert wird, was eine Erleichterung der Abgabe des vom Haar aufgenommenen Wassers an die darunterliegenden Zellen der ersten hypodermalen Schicht zur Folge hat. Diese Zellschicht (zuweilen auch noch eine oder mehrere untere Hypodermschichten) ist bei den Achänien einer großen Zahl von Arten durch besondere Baueigentümlichkeiten ihrer Elemente zur Aufnahme und Verteilung des Wassers vorzüglich geeignet. Behaarte Früchte zeigen besonders deutlich diese Strukturverhältnisse.

Es handelt sich um eine, wie ich feststellen konnte, meist kontinuierlich das ganze Achänium umgreifende einfache Schicht verholzter, mit mehr oder weniger starken Wandverdickungen versehener Zellen, die bei zahlreichen Arten reich mit runden oder länglichen bis schlitzförmigen Tüpfeln versehen sind. Diese Tüpfel sind im allgemeinen einfach oder ganz schwach behöft; bei *Sanvitalia procumbens* Lam. fand ich in einigen Zellen dieses Gewebes sogar ausgesprochene Hoftüpfel mit schlitzförmigen schrägen Pori (Fig. 28g), die denen von Koniferentracheiden völlig glichen. Bei anderen Arten gleichen diese Zellen eher Netz- (*Zinnia*) oder Ringtracheiden (*Xeranthemum annuum* L., Fig. 54a). Ebenso mannigfach wie ihre Form kann auch die Zahl dieser Tüpfel sein; in vielen Fällen herrscht eine Proportionalität zwischen Tüpfelzahl und Tüpfelgröße. Man vergleiche *Helianthus annuus* L. (Fig. 29e) mit *Spilanthes oleracea* Jacq. (Fig. 30a)!

Nicht selten hat die beschriebene hypodermale Schicht die Fähigkeit, sich im Verlaufe der Fruchtentwicklung in bestimmten Zonen des Perikarps stark zu teilen, so daß je nach der Anordnung dieser Zonen die buckel-, höcker-, stachel- oder flügelförmigen Emergenzen entstehen, die die Früchte zahlreicher Compositen aufweisen.

Diese Gewebe bezeichnet Loose[20] als „Luftgewebe"; sie vermindern nach seinen Ausführungen das spezifische Gewicht der Frucht und erleichtern so ihre Verbreitung. Zweifellos mag es Fälle geben, wo diese Interpretation richtig ist, etwa bei *Picridium tingitanum* Desf., oder den Flügeln mancher Achänien, vielleicht auch bei den kahlen Randfrüchten von *Doronicum Pardalianches* L., die nicht, wie die zentralen, mit einem Pappus

ausgestattet sind, dafür aber das bezeichnete Gewebe kräftiger entwickelt haben. Diese Fälle sind jedoch sehr selten und dürfen nicht zu Verallgemeinerungen, wie denen Looses, Anlaß geben. In welcher Anordnung sich dieses Gewebe im Perikarp findet, hat Loose infolge seiner hierfür unzureichenden Handschnitt-Technik nicht feststellen können. Meine Mikrotomschnitte zeigten einwandfrei, daß es lokal zwar durch vermehrte Teilungen Emergenzen bilden kann, in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber, wie schon eingangs bemerkt, eine einfache kontinuierlich unter der Epidermis verlaufende Zellschicht darstellt. Die Fälle, wo sich an sie nach der Achänienmitte zu noch weitere gleichartige Zellschichten anschließen, sind durchaus nicht häufig; meist bilden stärker sklerotische, geringer getüpfelte Elemente, echte Holzfasern oder die „Kohleschicht“[1]) den Anschluß nach unten.

Die Erleichterung des spezifischen Gewichts der Compositenfrucht, die durch eine einfache Schicht in trockenem Zustande luftführender Zellen, wie der beschriebenen, herbeigeführt wird, ist aber zu minimal (*Helianthus annuus!*), als daß Looses auf Grund einiger extremer Befunde generaliter angewandte Interpretation als „Luftgewebe“ zulässig erscheinen könnte. Die anatomischen Feinheiten der Zellen dieses Gewebes und die Art seiner Verteilung über das Achänium sprechen vielmehr dafür, daß dieses Gewebe selbst Wasser aufzunehmen und gleichmäßig über das Perikarp zu verteilen geeignet ist (für *Taraxacum officinale* Web. spricht schon Schwere[30] diese Vermutung aus). Dies wird für die Aufweichung der meist harten Frucht- und Samenschale, wie auch für die Wasserversorgung des Embryos bei der Keimung von Bedeutung sein. Will man dieser Zellschicht auf Grund ihrer Baueigentümlichkeiten und damit auch ihrer wahrscheinlichen Funktion also einen Namen zuerkennen, so dürfte in der großen Mehrzahl der Fälle Looses Bezeichnung „Luftgewebe“ durch die Bezeichnung „Wasserverteilungsgewebe“ zu ersetzen sein. Das zur Keimung erforderliche Wasser muß eben durch die Fruchtschale aufgenommen werden, und ihre äußersten Schichten, die mit der atmosphärischen Feuchtigkeit zuerst in Berührung kommen, sind, wie wir sahen, dieser Notwendigkeit zweckmäßig angepaßt. Epidermis und Wasserverteilungsgewebe wirken dabei zusammen; der physiologische Zusammenhang dieser Gewebesysteme ist in vielen Fällen durch basale Ausbauchungen wasseraufnahmefähiger Zwillingshaare besonders eng gestaltet. Damit wäre wieder der Ausgangspunkt dieser Betrachtung erreicht, die Wasseraufnahme als Funktion der Zwillingshaare, die nach dem Gesagten als sicher angenommen werden muß.

---

[1]) cf. Hanausek[9], Tschirch[32]. Wie ich im Verlauf meiner Untersuchungen nebenbei feststellen konnte, verfügen nur die Tubuliflоren über eine echte interzelluläre Kohleschicht. Bei denjenigen Cichorieen, die dunkelbraune oder schwarze Achänien besitzen, wird diese Färbung analog durch tiefdunkelbraune Inhaltsbestandteile der Epidermiszellen hervorgerufen. Diese Substanzen spielen also in biologischer Hinsicht dieselbe Rolle wie die Kohleschicht und dürften ihr wohl auch chemisch nahestehen.

Ein weiterer Beweis für den engen physiologischen Zusammenhang zwischen der Epidermis und der obersten Hypodermschicht ist die Erscheinung, daß sich bei *Bidens leucanthus* (L.) Willd. (Fig. 31e) und *Sanvitalia procumbens* Lam. (Fig. 28f) (hier nur auf den Breitseiten der Frucht) unterhalb der einzelnstehenden Haare beträchtliche Wucherungen des erwähnten Gewebes finden, die zur Bildung von Höckern führen, auf denen dann stets je ein oder wenige Haare sitzen. Es kommen nur dort Höcker vor, wo Haare sind, und umgekehrt. Da bei beiden Arten die Elemente der subepidermalen Schicht außerordentlich stark verdickt und nicht allzu stark getüpfelt sind, muß als Hauptfunktion dieser Gebilde die Fruchtbefestigung im Erdboden, und erst in zweiter Linie die Wasseraufnahme angesehen werden.

Die von Hanausek[10] untersuchten Perikarphöcker von *Dahlia variabilis* Desf., die ich selbst keiner näheren Untersuchung unterzogen habe, möchte ich auf Grund von Hanauseks Beschreibung als hochdifferenzierte Formen von Zwillingshaaren ansprechen, die im Dienste der Wasseraufnahme in ähnlich weitgehender Weise reduziert wurden, wie für die Verschleimung diejenigen von *Phacellothrix cladochaeta* F. Muell. (Fig. 24a—c).

Kurz noch einiges über weitere Funktionen der Zwillingshaare.

Bei manchen Arten verschiedener Tribus finden sich Zwillingshaare, die von z. T. außerordentlicher Länge sind, nicht selten ebenso lang oder gar noch länger als das ganze Achänium, dem sie durch ihre große Anzahl ein zottiges Aussehen verleihen. Das Schwellpolster ist bei diesen Haartypen mehr (*Helichrysum roseum* [Hook.] Benth., Fig. 23a—c) oder weniger (*Elachanthus pusillus* F. Muell., Fig. 43a) reduziert oder völlig abortiert (*Arctotis stoechadifolia* L., Fig. 52e—g), so daß sie ihre hygroskopische Bewegungsfähigkeit im allgemeinen verloren haben.

Achänien, die mit einer derartigen Behaarung versehen sind, haben zweifellos ein besseres Flugvermögen, zumal wenn, wie bei vielen Arctotideen, die Haare in Form eines Kranzes nur an der Fruchtbasis angeordnet sind und gleichsam einen zweiten Pappus bilden. Gleichzeitig schützen sie die Frucht vor zu starker Insolation und Austrocknung (eine Kohleschicht ist bei diesen Früchten gewöhnlich nicht vorhanden); im Dienste dieser Schutzfunktion können sie zu regelrechten Wollhaaren umgebildet werden (*Helichrysum roseum*), die wieder einen biologisch besonders hochstehenden Typ repräsentieren und die Achänien der betr. Arten mit einem dichten Pelz bekleiden.

Schließlich sei noch erwähnt, daß bei Arten mit kurz behaarten Achänien durch die Art der Behaarung die Früchte innerhalb ihres Verbandes im Köpfchen untereinander auch in gewissem Grade gelockert werden.

Alles in allem sind dies also fünf Hauptfunktionen, die wir den Zwillingshaaren der Compositen zuschreiben müssen. Die Haare können im Dienste einer einzelnen dieser Funktionen oder mehrerer zugleich stehen; meist ist der letztere Fall gegeben.

Als weitere, mitunter sogar als einzige Funktion der Haare bezeichnen gewisse Autoren (Vrgoč[33], John[15] u. a.) das „Abhebeln der Frucht vom Blütenboden“; sie nehmen an, daß die Haare sich infolge ihrer

Beweglichkeit bei der Reife gegen jene Umwallungen des Receptaculumgewebes stemmen, in die bei einer Anzahl von Arten die Achänienbasis eingesenkt ist, und daß sie damit durch Hebelwirkung das Trennungsgewebe der Frucht zur Durchteilung bringen. Leider haben die genannten Forscher dabei die grundlegende Tatsache außer Betracht gelassen, daß die Schwellpolster und damit auch die Haare nur gerade dann bewegungsfähig sind, wenn die Verbreitung der Frucht durch das Verhalten der Köpfchen-Involucralblätter, des Pappus usw. verhindert wird — nämlich bei Feuchtigkeit. Vrgoč schreibt sogar den spiraligen, bei Befeuchtung austretenden Schleimschichten der Haare einiger Senecioneen (cf. Fig. 48b, c) die Funktion zu, die Achänien, gleichsam mit der Wirkung von Sprungfedern, vom Receptaculum abzureißen! Bedauerlicherweise hat diese phantasievolle Spekulation sogar in Linsbauers Handbuch der Pflanzen-Anatomie[23] Eingang gefunden.

Ich möchte zu diesen Interpretationen nur bemerken, daß zunächst einmal die völlige Durchnässung eines reifen Blütenköpfchens, die allein das geschilderte Verhalten auszulösen imstande wäre, sicher nicht zu den normalen Lebensbedingungen gerechnet werden kann. Hat sie nun aber ausnahmsweise einmal stattgefunden, so werden sich die nicht verschleimenden Haare gegenseitig verklammern und auch nach erfolgter Austrocknung die Achänien untereinander festhalten, so daß ihre Verbreitung in Frage gestellt wird. Handelt es sich aber gar um verschleimende Haare, so dürfte erst recht das Gegenteil des gewünschten Erfolges eintreten. Schon bei *Senecio*-Arten unserer Flora kann man im Sommer nach starken Regenfällen bemerken, daß in reifen Köpfchen die Achänien untereinander zu großen Paketen verklebt und damit jeder Verbreitungsfähigkeit beraubt sind. —

## V. Vom Zwillingshaartypus abweichende Trichombildungen am Compositenperikarp.

Bevor ich nach dieser allgemeinen Besprechung des morphologisch-anatomischen und physiologischen Charakters der Zwillingshaare zur Erörterung des systematischen Wertes ihrer Ausbildungsformen übergehen kann, muß ich noch kurz einige andere Trichomgebilde besprechen, die sich bei einer Anzahl von Arten neben den Zwillingshaaren am Perikarp finden oder sie sogar vollkommen ersetzen. Da ich bei meinen Untersuchungen das Hauptgewicht auf die Zwillingshaare legte, will ich mich in diesem Kapitel möglichst kurz fassen. Ich beginne mit den einfachsten Formen.

Bei *Zinnia multiflora* L., *Doronicum Pardalianches* L. u. a. Arten bemerkt man, daß die an der Zwillingshaarbildung nicht beteiligten Epidermiszellen in der Mitte gleichmäßig mit stumpfen, papillösen Fortsätzen versehen sind, die geringe Verdickungen aufweisen (cf. Fig. 45b). Die Frucht von *Senecio viscosus* L. besitzt nur ein paar Doppelhaare an ihrer Basis und Spitze; sämtliche Epidermiszellen bilden an ihrem der Achänienspitze zugekehrten Ende kleine Papillen (Fig. 49a, b). In dieser Weise einseitig

papillös ausgezogene Epidermiszellen sind häufig an den Früchten der Cichorieen; neben ihnen kommen hier keinerlei Haare mehr vor. Doch können auch diese einfachen Gebilde wieder nach verschiedenen Richtungen weiterentwickelt werden.

Ihre einfachste Form, ähnlich *Senecio viscosus,* finden wir z. B. bei *Crepis virens* L. (Fig. 66a—d). Längere Epidermiszellen mit diesen Papillen haben viele Hieracien, wie *H. umbellatum* L. (Fig. 67). Vielfach sind die Papillen beträchtlich verbreitert (*Rhagadiolus stellatus* Willd., Mittelblüte, Fig. 62a, b), oder verlängert und zugespitzt (*Aposeris foetida* [L.] Cass., Fig. 61), dazu meist auch an der Spitze mehr oder weniger stark verdickt. Schwere [30] hat derartige Gebilde bei *Taraxacum officinale* Web. beschrieben, und John [15] bezeichnet sie als „Zackenhaare". In Anbetracht ihres Baues und ihrer Funktion (s. u.) möchte ich selbst die in dieser Weise ausgestatteten Epidermiszellen als „Hakenzellen" bezeichnen.

Bei einer Anzahl von Arten stehen die Hakenzellen nicht „im Verbande", sondern in der Weise nebeneinander, daß sich ihre Querwände gegenseitig fortsetzen. Ihre verdickten Papillen (Haken) liegen dann also nebeneinander in einer Linie; sie versehen sich häufig mit kräftigen Verdickungen (*Picris echioides* L., Fig. 63a—e, Tafel LXI und LXII) und können untereinander verwachsen (*Crepis rubra* L., Fig. 65e, f), so daß schuppenartige Gebilde höherer Ordnung entstehen, die wir in verschiedener Größe und Anzahl an den Achänien vieler Cichorieen finden. Bei diversen *Hypochoeris*-Arten sind diese von zahlreichen nebeneinanderliegenden Hakenzellen gebildeten Schuppen so breit, daß sie die ganze Frucht kragenförmig umgeben können.

Da die Papillen, Hakenzellen und -schuppen, ähnlich wie bei den Tubuliflоren die (hier fehlenden) Zwillingshaare, stets der Achänienspitze zugekehrt sind und durch ihre Ausbildung die Fruchtoberfläche beträchtlich vergrößern, betrachte ich als ihre Funktion ebenfalls die Befestigung der Frucht im Erdboden und die Wasseraufnahme (letztere unter Volumenzunahme bei den gleichmäßig verdickten Hakenzellen von *Sonchus asper* All. gut zu beobachten, cf. Fig. 64c—a). Ihre Bestätigung findet diese Annahme dadurch, daß fast alle Cichorieenfrüchte über vorzüglich ausgebildete einschichtige Wasserverteilungsgewebe verfügen, die hier übrigens auch, wie bei den Tubuliflоren, die meisten Fruchtemergenzen bilden. Bei *Taraxacum officinale, Picris echioides* usw. läßt sich die Bildung verschieden großer Emergenzen durch das Wasserverteilungsgewebe an ein und demselben Achänium stufenweise verfolgen (Fig. 69a—c). —

Bei *Koelpinia linearis* Pall. sind die Haken der Epidermiszellen, die die stachelförmigen Emergenzen der Frucht überziehen, rückwärts umgebogen und an der Spitze in verschiedenem Maße kopfig angeschwollen (Fig. 68a—c). Eine terminale kopfige Anschwellung ist auch bei den, wohl durch Weiterbildung aus einfachen Papillen wie denen von *Rhagadiolus stellatus* (Fig. 62a, b) entstandenen, Epidermisanhängen von *Garhardiolus Hedypnois* Jaub. et Spach. (Fig. 71a, b) festzustellen. Aus solchen

Typen dürften sich die eigenartigen, ungleichmäßig verdickten Achänienhaare von *Atrichoseris platyphylla* A. Gray ableiten, die in ihrem gleichfalls kopfigen Ende nur noch eine unregelmäßige ringförmige Verdickung aufweisen (Fig. 60). —

Eine andere Progressionsrichtung führt dazu, daß die Haken zu langen Haaren auswachsen, die infolge ihrer gleichmäßigen Größe und regelmäßigen Verteilung über das Achänium bei makroskopischer Betrachtung Zwillingshaare vortäuschen. Ich fand diesen Fall bei *Anisocoma acaulis* A. Gray (Fig. 70a, b).

Schließlich können die Hakenzellen auch noch zu beweglichen Wollhaaren von z. T. außerordentlicher Länge sich umbilden, wie wir sie bei *Scorzonera*-Arten der Sektionen *Lasiospora* Cass. und *Epilasia* Bunge finden.

Alle vorgenannten, von den Hakenzellen abgeleiteten Haarformen sind trotz ihrer z. T. erheblichen Größe stets einzellig[1]). Mehrzellige Haare sind — mit einer Ausnahme, von der im VI. Kapitel noch die Rede sein wird — am Cichorieenperikarp nicht vorhanden; dagegen gibt es bei einer Anzahl von Tubuliflоren außer den Zwillingshaaren abweichende mehrzellige Achänienhaare, die ich kurz aufzählen will.

Bei der Untersuchung von *Zinnia*- und *Helianthus*-Achänien fallen zwischen den Doppelhaaren vereinzelte einfache, mehrzellige Haare von zylindrischer Gestalt auf, die spitz endigen und die Zwillingshaare beträchtlich an Länge überragen. Es handelt sich um indifferente Haargebilde, wie sie an den vegetativen Teilen zahlreicher Pflanzen verschiedenster Verwandtschaftskreise zu beobachten sind. Haare von diesem Bau sind auf dem Perikarp von *Lagascea mollis* Cav. und *Lindheimera texana* A. Gray et Engelm. (bei der letztgenannten Art oft als Widerhaken gebogen und stark verdickt, Fig. 27a—c) als einzige trichomatische Gebilde anzutreffen. Ein- bis mehrzellige, weiter differenzierte Achänienhaare sind bei den Cynareen verbreitet; es liegen Beschreibungen von Briquet[2] und Vrgoč[33] vor, auf die ich hier nur hinweise.

Nur gleichfalls einfache, aber stumpf endigende, mehrzellige, zylindrische Haare finden wir auf den Früchten von *Mikania scandens* Willd. (Fig. 6a, b) und *Dahlia variabilis* Desf. Die Haarzellen, besonders die oberen, haben hier auch noch am reifen Achänium einen reichen plasmatischen Inhalt; vielleicht handelt es sich um Sekretionshaare. Von diesem Typ lassen sich jene Trichome ableiten, die ich in geringer Zahl an den Achänien von *Cotula leptoloba* Mattf. fand: Hier sind die unteren Zellen (Stielzellen) kurz und dünnwandig, die Endzelle langgestreckt und in fertig ausgebildetem Zustand von einer Verdickungsmasse ausgefüllt, die nur ein schmales, schlitzförmiges, zentral gelegenes Lumen freiläßt (Fig. 42a). Vesque (zit. in Solereder[31]) fand „Flagellumtrichome" von gleichem Bau an den vegetativen Teilen von *Catananche coerulea* L.

---

[1]) Solereders[31] Angabe, daß „einzellige Deckhaare bei den Compositen nicht vorzukommen scheinen", trifft also auf die Achänien nicht zu.

Auch einfache Wollhaare kommen an den Früchten einer Tubuliflore vor, nämlich bei *Lasiospermum radiatum* Trev. Sie sind außerordentlich lang und ineinander verfilzt; an der Basis sind sie schwach verbreitert. Diese Wollhaare sind einzeln zwischen langgestreckten Epidermiszellen inseriert; mitunter stehen aber dazwischen auch zwei Wollhaare nebeneinander, die in ihrem untersten Teil miteinander verwachsen sind und erkennen lassen, daß sie beide aus der Teilung einer einzigen Initialzelle entstanden (Fig. 41b). Es erscheint mir deshalb nicht unwahrscheinlich, daß es sich hier — im Gegensatz zu sämtlichen vorerwähnten Haargebilden, die wohl korrelativ zu den abortierten Zwillingshaaren neu ausgebildet wurden — um direkte, stark modifizierte Ableitungsformen ursprünglicher Zwillingshaare handelt. Man vergleiche dies mit der konvergenten Umbildung auch von Hakenzellen zu Wollhaaren bei den Cichorieen (*Scorzonera*-Arten)! —

Weiterhin sind gewisse Sekretionsorgane zu erwähnen, die viele Compositenfrüchte in Gestalt von zweizellreihigen Drüsenköpfchen besitzen. Sie sind bei manchen Arten neben nichtsezernierenden Haaren, bei anderen Arten als einzige Trichomgebilde am Perikarp zu finden. Diese Drüsenköpfchen bestehen gewöhnlich aus 8 bis 12 Zellen und haben, wie die Zwillingshaare, zwei Basalzellen; die ersten Stadien ihrer Entwicklungsgeschichte gleichen völlig denen der Zwillingshaare. Die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhangs zwischen Drüsen- und Zwillingshaaren ist nicht von der Hand zu weisen; dafür sprechen auch die eigenartigen Verhältnisse bei *Eupatorium cannabinum* L. Die Achänien weisen nämlich bei dieser Art die beschriebenen Drüsenköpfchen in großer Anzahl auf und dazwischen finden sich mitunter vereinzelt Zwillingshaare von unregelmäßigem Bau (Fig. 5c, d). Nicht selten kann man nun auch Drüsenköpfchen beobachten, die abnormerweise in ihrem basalen Teil stark gestreckt sind, so daß der sezernierende Zellkomplex gleichsam gestielt ist (Fig. 5b); morphologisch nehmen derartige Gebilde eine Mittelstellung zwischen normal ausgebildeten Drüsenköpfchen und Zwillingshaaren ein. In einem Falle ließ sich an einem derartigen Drüsenköpfchen sogar ein basales Schwellpolsterrudiment einwandfrei erkennen.

Zweizellreihige Drüsenköpfchen sind an den vegetativen Teilen vieler Compositen verbreitet (Rauter[25], Rosenthaler-Stadler, zit. in Netolitzky[23]), in ganz ähnlicher Ausbildung sogar bei anderen Familien (Rauter[25]).

Vielzellige, aus mehr als zwei Zellreihen bestehende Zottenhaare, deren oberste Zellen drüsigen Charakter haben, sind auf den Achänien der *Calendula*-Arten zu finden; die Epidermis ist sehr plastisch und bringt daneben noch mannigfach gestaltete Papillen und Haare hervor (Fig. 51a—d), die z. T. eine gewisse Ähnlichkeit mit Zwillingshaaren haben können (Fig. 51c). Es dürfte sich hier um Trichomgebilde eigener Art handeln, die in keiner genetischen Beziehung zu den Zwillingshaaren stehen, denn sie sind auch am Stengel und an den Blättern der Pflanze in großer Zahl vorhanden, was bei typischen Zwillingshaaren niemals der Fall ist.

Ein zweiter Typus vielzelliger Achänienzotten schließlich findet sich bei den Echinops-Arten; sie ähneln den Pappusborsten zahlreicher Compositen. Da diese Trichome, wie die Zwillingshaare, nur auf zwei Basalzellen sitzen (an dieser Stelle sind sie deshalb sehr dünn und brechen hier leicht ab) und auch in der Spitzenregion eine gewisse Ähnlichkeit mit Zwillingshaaren erkennen lassen, wäre es möglich, daß es sich hier um weit differenzierte, vielzellig gewordene Fortbildungsformen eines Zwillingshaartypus handelt (cf. Fig. 53a—d). —

Damit dürfte das Wichtigste über die Morphologie der vom Zwillingstyp abweichenden Achänienhaare gesagt und die Voraussetzungen gegeben sein, nun einmal ganz allgemein den systematischen Wert der Achänien-, speziell der Zwillingshaare einer Prüfung zu unterziehen.

## VI. Der systematische Wert der Zwillingshaare.

Da ich bei meinen Untersuchungen in Anbetracht des komplizierten Baues der Haare und in Ermangelung bereits vorliegender brauchbarer Literatur besonderen Wert auf intensivste Untersuchung jedes einzelnen Typus mittels zeitraubender mikrotechnischer Methoden legen mußte, machte diese Arbeitsweise natürlich eine Beschränkung auf eine geringere Zahl von zu untersuchenden Arten notwendig. Ich wählte jedoch die 70 Arten, deren Trichome im speziellen Teil der vorliegenden Arbeit mit Zeichnungen genau beschrieben sind, aus allen größeren Verwandtschaftskreisen innerhalb der Familie aus, und so dürften meine Untersuchungen dennoch hinreichend extensiv sein, um eine prinzipielle Behandlung der Frage des systematischen Wertes der Haare zuzulassen. Extensivere Untersuchungen, denen meine Arbeit als Grundlage dienen könnte, werden sicher zu weitergehenden Schlüssen über dieses Thema führen. —

Die typischen Zwillingshaare sind in ihrem Vorkommen nur auf das Compositenperikarp beschränkt; sie fehlen den übrigen Blüten- sowie den vegetativen Teilen der Pflanze [1]). Andere, bei gewissen Arten vorhandene Achänienhaare (cf. Kapitel V) können dagegen auch häufig auf den vegetativen Teilen der betreffenden Pflanzen festgestellt werden; insbesondere gilt dies für die zweizellreihigen Drüsenköpfchen.

Zwillingshaare finden sich in besonders reicher und mannigfaltiger Ausbildung bei den Unterfamilien der Astereae, Inuleae, Helenieae und Senecioneae; ferner bei zahlreichen Arten der Vernonieae, Eupatorieae, Heliantheae, Arctotideae und Mutisieae. Auch bei den nicht genannten Unterfamilien gibt es Arten, deren Perikarp mit Doppelhaaren versehen ist, doch treten sie hier mehr zurück. Innerhalb der Cynareae besitzen z. B. nur gewisse Carlininae sowie zwei Arten der Carduinae Zwillingshaare am Perikarp; die anderen Verwandtschaftskreise dieser Unterfamilie

[1]) Als Doppeltrichome, die eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit manchen Zwillingshaaren besitzen, wären nur die bekannten Fühlpapillen und -haare an den Filamenten der Cynareen zu nennen.

haben kahle oder mit andersartigen Haaren ausgestattete Früchte. Bei den Unterfamilien der Anthemideae und Cichorieae schließlich sind es nur noch ganz vereinzelte und zudem systematisch ziemlich isoliert stehende Gattungen, deren Arten über Zwillingshaare verfügen.

Zusammenfassend wäre also zu sagen, daß die Fähigkeit zur Ausbildung von Zwillingshaaren am Perikarp bei den Compositen weit verbreitet und innerhalb aller Unterfamilien in kleinerem oder größerem Maße realisiert ist. Es handelt sich also offenbar um ein für die Familie charakteristisches, integrierendes Merkmal.

Betrachten wir nun die Form der Ausbildung dieser Haare innerhalb der Unterfamilien auf Grund der vorliegenden Untersuchungsbefunde.

Vergleichen wir, etwa bei den Astereae, die bei den einzelnen Gattungen vorkommenden Zwillingshaarformen, so müssen wir eine große Mannigfaltigkeit feststellen. Wir finden zum Teil ganz extrem verschiedene Typen, z. B. *Chrysopsis villosa* Nutt. (Fig. 8a—e) und *Aphanostephus ramosissimus* DC. (Fig. 11), oder *Ceruana pratensis* Forsk. (Fig. 10a—f) und *Felicia tenella* (L.) Nees (Fig. 15b). Und das gilt auch für die übrigen Unterfamilien. Für die Inuleae seien als Beispiele für die Gegensätzlichkeit der auftretenden Formen *Pechuel-Loeschea Leubnitziae* (O. Ktze.) O. Hoffm. (Fig. 18a, b) — *Gnaphalium breviscapum* Mattf. (Fig. 22a, b), oder *Blepharispermum brachycarphum* Mattf. (Fig. 19a—c) — *Phacellothrix cladochaeta* F. Muell. (Fig. 24a—c) genannt; für die Heliantheae: *Sanvitalia procumbens* Lam. (Fig. 28a—k) — *Bidens leucanthus* (L.) Willd. (Fig. 31a—e), *Helianthus annuus* L. (Fig. 29a—d) — *Tridax trilobata* (Cav.) Hemsl. (Fig. 33a—e); für die Senecioneae: *Doronicum Pardalianches* L. (Fig. 45a—c) — *Senecio vulgaris* L. (Fig. 48a—c), *Arnica montana* L. (Fig. 44a—e) — *Oligothrix gracilis* DC. (Fig. 50) etc. etc. Die Zahl der Beispiele ließe sich ins Ungemessene vermehren.

Zu Beginn meiner Untersuchungen bemerkte ich, daß innerhalb der Senecioneae wie der Astereae eine gewisse Übereinstimmung in der Form des Schwellpolsters bei den Arten jeder Unterfamilie herrschte, und glaubte, hierin ein typisches Merkmal gefunden zu haben. Bei der erstgenannten Gruppe schneidet nämlich der untere Schwellpolsterrand mit der Epidermisaußenwand ab, und neben dem Schwellpolster ist noch ein breites Lumendivertikel vorhanden, während die Schwellposter der Astereenarten erheblich kräftiger ausgebildet und mehr nach der Basis von a zu inseriert sind. Beide Schwellpolstertypen finden sich aber, wie meine weiteren Untersuchungen ergaben, bei den Inuleen nebeneinander, und außerdem noch an den verschiedensten Stellen des Systems bei verwandtschaftlich weit entfernt stehenden Compositenarten.

Es zeigt sich demnach, daß die Haarformen innerhalb der Unterfamilien ganz uneinheitlich ausgebildet sind, daß sich also z. B. nicht ein Astereen- oder Senecioneen-Grundtypus feststellen läßt, der etwa nur in gewissen Grenzen modifiziert würde. Vielmehr herrscht innerhalb jeder Unterfamilie ein Nebeneinander der verschiedensten Typen, das keine Unterscheidung der Unterfamilien auf Grund dieses einen Merkmals ermöglicht.

Zu dem gleichen Ergebnis gelangen wir schließlich auch, wenn wir kleinere Sippen, etwa die Tribus, einer ebendahin gehenden Betrachtung unterziehen. Auch hier ist eine große Gegensätzlichkeit in der Haarausbildung zu erkennen. Man vergleiche die Vernoninae *Vernonia noveboracensis* Willd. (Fig. 1a—c) — *Corymbium glabrum* Thunbg. (Fig. 2a—c), die Galinsoginae *Galinsoga quadriradiata* R. et P. (Fig. 32a—c) — *Tridax trilobata* (Cav.) Hemsl. (Fig. 33a—e), die Gnaphalinae *Gnaphalium breviscapum* Mattf. (Fig. 22a—b) — *Helichrysum roseum* (Hook.) Benth. (Fig. 23a—k)!

Vielfach ist die Haarform nicht einmal innerhalb derselben Gattung konstant. Ein besonders anschauliches Beispiel hierfür bieten Arten der — freilich sehr umfangreichen — Gattung *Helichrysum*. *H. plicatum* DC. und verwandte Arten haben Schleimhaare ähnlich denen von *Gnaphalium breviscapum* Mattf., *Anaphalis triplinervis* (Sims.) Clarke usw. Der morphologische Gegensatz, den die gleichfalls etwas verschleimenden langen Wollhaare von *H. roseum* (Hook.) Benth. dazu bilden, könnte nicht größer gedacht werden (vgl. Fig. 21—22 mit 23). Eine morphologische Gegensätzlichkeit der Haarformen ihrer Arten ist in der vorliegenden Arbeit auch für andere, z. T. kleinere Gattungen nachgewiesen, nämlich *Felicia, Townsendia, Tagetes, Senecio* und *Xeranthemum*.

Hier müssen weitere Untersuchungen einsetzen, deren Aufgabe es sein wird, eine größere Anzahl systematisch nahestehender Arten zu erfassen und festzustellen, ob und wie weit die verschiedenen Haartypen von systematischem Wert sind. Ein positives Ergebnis erscheint mir, wenigstens bei einer Anzahl dieser kleineren Sippen, durchaus möglich; allerdings läßt sich allgemein nichts darüber sagen; die Frage wird stets von Fall zu Fall zu prüfen sein. Denn wir sehen, daß in anderen Fällen wieder der gleiche Haartyp bei allen Arten einer oder mehrerer Gattungen auftritt, die nahe verwandt sein (*Aster, Erigeron* u. a. Astereen; viele Eupatorieen usw.) oder aber systematisch entfernteren Sippen angehören können (*Ageratum—Arnica* u. v. a). Die Plastizität der Haarformen ist eben innerhalb der kleineren Sippen sehr verschieden, so daß eine systematische Verwertbarkeit nur in einer beschränkten Anzahl von Fällen, bei kleineren systematischen Einheiten, etwa zur Diagnose einzelner Arten, möglich sein dürfte. Zur endgültigen Klärung dieser Frage sind aber, wie gesagt, noch ausgedehntere Untersuchungen erforderlich.

Es sind m. E. in erster Linie ökologische Momente von formativem Einfluß auf den Zwillingshaartypus. Es ist anzunehmen, daß progressive funktionelle Anpassungen in zahlreichen Sippen unabhängig voneinander konvergent erfolgt sind. Ebenso sind in einer Anzahl von Verwandtschaftskreisen auch wieder Reduktionen eingetreten, die z. T. bis zum völligen Abort der Zwillingshaare führten (cf. Murbeck [22]).

Stufen dieser Reduktionen lassen sich bei zahlreichen Arten verschiedenster Unterfamilien beobachten. *Tagetes erecta* L. (Fig. 39a—e) und *Baileya multiradiata* Harv. et Gr. (Fig. 36a, b) besitzen, ebenso wie viele Eupatorieen (cf. pag. 463f.), auf dem Perikarp stark verkürzte Trichomgebilde von Zwillings-

charakter. Sie haben mehr oder weniger reduzierte Schwellpolster; die Zahl ihrer Zellen wechselt sehr stark; ihr Bau ist demgemäß außerordentlich verschieden, und an ein und demselben Achänium lassen sich kaum zwei Trichome finden, die morphologisch einander gleichen, wie dies bei reichlich vorhandenen, einer oder mehreren Funktionen vorzüglich angepaßten Zwillingshaaren stets der Fall ist. Reduktionen mit Verlust der physiologischen Leistung und des spezifisch-fixierten morphologischen Charakters sind, um einige Beispiele zu nennen, weiterhin bei *Baccharis halimifolia* L., *Waldheimia tridactylites* Kar. et Kir. und *Senecio umbrosus* W. et K. (Fig. 47a—e) festzustellen; die Rückbildung geht bei diesen Arten sogar noch weiter, indem sich die Trichome nur noch ganz vereinzelt auf dem Perikarp finden.

Nach völligem Abort der Zwillingshaare lassen sich zwei Möglichkeiten denken: Entweder das Achänium wird kahl (dies kann man ohne weiteres z. B. für *Ligularia*- und gewisse *Senecio*-Arten annehmen, die, wie *S. umbrosus*, staudenförmig geworden sind: *S. Fuchsii* Gmelin.!), oder es werden substitutionell andere Trichome ausgebildet; Ansätze dazu sind schon die Papillen von *Senecio viscosus* L. Hierdurch dokumentieren die Cichorieen ihre auch in anderer Hinsicht stark abgeleitete Stellung, und so lassen sich hier durch die Art der Haarausbildung die vorliegenden systematischen Befunde wenigstens in gewissem Maße bestätigen. Ich untersuchte aus sämtlichen Gattungen dieser Unterfamilie (bei umfangreichen Gattungen aus jeder Sektion) mindestens je eine Art und konnte feststellen, daß nur *Hymenonema*- und *Catananche*-Arten Doppelhaare besitzen; diese Gattungen werden wegen ihres abweichenden Griffelbaues und ihrer für die Unterfamilie primitiven Merkmale an den Anfang der Cichorieen gestellt. Alle anderen Cichorieen haben, wie meine Untersuchungen ergaben, die Zwillingshaare abortiert und sind größtenteils dazu übergegangen, sie durch jene Papillen bzw. daraus abgeleiteten einzelligen Trichome zu ersetzen, deren (wie bei den Zwillingshaaren) mannigfache Ausgestaltungsmöglichkeiten bereits im V. Kapitel eingehend beschrieben wurden. — Wenn mir auch die Voraussetzung, daß in allen Sippen der Compositen ursprünglich Zwillingshaare vorhanden gewesen seien, etwas weitgehend erscheint, so möchte ich dennoch für den vom Zwillingstyp abweichenden Haarbau zumindest bei bestimmten Cynareen-, Mutisieen- und Heliantheen-Gruppen als Erklärung ähnliche entwicklungsgeschichtliche Reduktionen und darauffolgende Neubildungen annehmen, wie sie zweifellos bei den Cichorieen vorliegen.

Wie aus diesem Kapitel hervorgeht, ist also der systematische Wert der Trichomgebilde am Compositenperikarp, besonders der Zwillingshaare, äußerst gering; die Ausbildungsformen der Haare lassen sich wegen ihrer vorwiegend ökologischen Bedingtheit nur in beschränktem Maße verwerten, in gewissen Fällen zusätzlich zur Diagnose einzelner Arten, dagegen nicht durchgängig zur Charakterisierung größerer systematischer Einheiten (Unterfamilien).

Um vielleicht noch Rückschlüsse auf verwandtschaftliche Beziehungen der gesamten Familie ziehen zu können, untersuchte ich die Achänien

sämtlicher im Dahlemer Generalherbar vorhandenen Arten der nahe verwandten kleinen Familie der Calyceraceae (aus den Gattungen *Nastanthus*, *Calycera*, *Boopis*, *Gamocarphus*, *Anomocarpus*, *Acicarpha* und *Moschopsis*). Innerhalb dieser Familie herrscht in karpologischer Hinsicht eine beträchtliche Mannigfaltigkeit. Bei einigen der untersuchten Arten finden sich höckerartige Emergenzen auf den Früchten; im übrigen sind die Achänien aber völlig kahl, niemals treten Trichome auf. Vergleichsmöglichkeiten mit den Achänienhaaren der Compositen sind also nicht gegeben. —

## B. Spezieller Teil.

Wenn nicht ausdrücklich anders angegeben, beziehen sich die nachstehenden Beschreibungen stets auf Morphologie und Anatomie der fertig ausgebildeten Haare am reifen Achänium, und die Zeichnungen stellen die gleichen Stadien in Längsschnitten dar.

Findet sich unter dem Artnamen ein Zusatz wie „(Brass 5738)", so wurden von der betr. Art Exsikkate aus dem Dahlemer Generalherbar untersucht; der Vermerk gibt den Namen des Sammlers und die Sammelnummer des Exemplars an. Fehlt ein solcher Vermerk, so liegen der Beschreibung Untersuchungen an Kulturexemplaren aus dem Botanischen Garten Berlin-Dahlem zugrunde.

Die für die Haarlänge angegebenen Werte sind sämtlich Durchschnittswerte. Sie wurden erhalten durch Messungen des freien Haarschaftes (von der Epidermis-Oberfläche bis zu der jeweils längeren Haarspitze) in Zupfpräparaten, die, in sechzigprozentigem Alkohol konserviert, nach Vorbehandlung mit Glyzerin in Glyzeringelatine eingebettet waren. Etwaige kleinere Differenzen, die sich aus einem Vergleich dieser Werte mit den für den Vergrößerungsmaßstab der Zeichnungen angegebenen Zahlen ergeben können, erklären sich durch die starke Schrumpfung, die die Mikrotomschnitte, nach denen ja die Zeichnungen zum größten Teil angefertigt wurden, beim Entwässern erleiden.

### a) Tubuliflorae.

#### I. Vernonieae.

**Vernoninae.**

**1.** *Vernonia noveboracensis* Willd., Fig. 1a—c.

Zweizellreihige Drüsenköpfchen und spitze Zwillingshaare am Perikarp.

Die Haarzellen c und d haben kräftige Wandverdickungen; ihre gemeinsame Berührungswand, ebenso die zwischen d und a, ist getüpfelt. c ist lang zugespitzt und übertrifft d stets an Länge.

Die Basalzelle a weist ein gelblich gefärbtes Schwellpolster auf, das in wechselnder Stärke und Form ausgebildet ist.

Haarlänge: 60—90 $\mu$.

Für die Untersuchungen stand völlig ausgereiftes Material nicht zur Verfügung.

**2.** *Stilpnopappus pratensis* Mart. (Gardner 1721).

Achänium durch zahlreiche feine zweispitzige Zwillingshaare zottig.

Die Haarzellen sind mäßig verdickt und untereinander getüpfelt; ihre Enden sind zugespitzt und spreizen mitunter.

Die Basalzelle a ist vergrößert und besitzt ein stark entwickeltes Schwellpolster.

Haarlänge: 300—900 $\mu$.

**3.** *Corymbium glabrum* Thunb. (Schlechter 7351), Fig. 2a—c.

Früchte „seidig-zottig", mit sehr langen Zwillingshaaren dicht besetzt.

c und d sind lang zugespitzt; beide Zellen haben mäßige Wandverdickungen. Ihre gemeinsame Berührungswand ist von zahlreichen schlitzförmigen, schwach behöften Tüpfeln durchbrochen. Der Durchmesser der Haarzelle c ist an ihrer Basis erheblich geringer.

Die Basalzelle a, die bei den Haaren an der Achänienbasis sehr langgestreckt ist (Fig. 2b), hat eine einseitige Wandverdickung. Die Zellwand zwischen a und d ist stark getüpfelt.

Haarlänge: Meist etwa 3000 $\mu$.

Für die Untersuchungen stand völlig ausgereiftes Material nicht zur Verfügung.

### Lychnophorinae.

**4.** *Elephantopus scaber* L. (Seler 5155).

Morphologisch uneinheitliche Zwillingshaare in größerer Anzahl gleichmäßig über das Perikarp verteilt.

Die Haarzellen endigen spitz; sie sind meist nur an der Basis des Haarschaftes verwachsen und weichen oben breit gabelig auseinander. Ihre Außenwände sind stark verdickt; die dünne Haarmittelwand weist zahlreiche große Tüpfel auf.

Das Lumen der Basalzelle a, die ein Schwellpolster besitzt, wird von gelblichen grobkörnigen Inhaltsbestandteilen ausgefüllt.

Haarlänge: Wechselnd, meist 150—200 $\mu$.

## II. Eupatorieae.

### Piquerinae.

**5.** *Decachaeta Haenkeana* DC. (Langlassé 559), Fig. 3a, b.

Auf den Rippen des Achäniums sind in geringerer Anzahl reduzierte zweispitzige Zwillingshaare vorhanden, die morphologisch uneinheitlich ausgebildet sind; ihre Zellenzahl wechselt stark (oft aus nur 2 Zellen bestehend).

Die Haarzellen haben schwache Wandverdickungen; ihre gemeinsame Mittelwand ist getüpfelt.

Die Wände der Basalzelle a sind gleichmäßig verdickt; nicht selten findet man aber auch ein kleines Schwellpolsterrudiment.

Haarlänge: Entsprechend der morphologischen Mannigfaltigkeit stark wechselnd; meist 30—150 $\mu$.

**6.** *Ophryosporus Freyreissii* (Thunb.) Bak. (Sello L. 408).

Verteilung der Haare auf dem Perikarp und morphologische Verhältnisse wie bei 5; Schwellpolsterrudimente in der Basalzelle a jedoch nicht beobachtet.

**Ageratinae.**

**7.** *Ageratum conyzoides* L. var. *mexicanum* Sweet, Fig. 4a—c.

Verteilung der Haare auf dem Perikarp und morphologische Verhältnisse wie bei 5; Haare besonders häufig aus mehr als 4 Zellen zusammengesetzt.

**8.** *Stevia serrata* Cav. (Gomez 1062).

Zwillingshaare in größerer Anzahl regelmäßig über das Perikarp verteilt.

Die Haarzellen endigen spitz; ihre Außenwände sind sehr stark verdickt, die getüpfelte Haarmittelwand dagegen nur weniger.

Die Basalzelle a ist nicht höher als die übrigen Epidermiszellen; sie besitzt kein Schwellpolster, sondern geringe asymmetrische Wandverdickungen seitlich der Insertionswand von c, ähnlich wie *Layia glandulosa* H. A. (Fig. 34a, b) und *Tagetes patula* L. (Fig. 40a—c).

Haarlänge: 50—90 $\mu$.

**9.** *Eupatorium cannabinum* L., Fig. 5a—d.

Das Perikarp weist Drüsenköpfchen in großer Anzahl auf.

Diese entsprechen dem verbreiteten Typ (cf. Fig. 13a); ihre Cuticula wird oben von dem Sekret mützenförmig emporgehoben und ist am reifen Achänium meist zerrissen.

Neben diesen Drüsenköpfchen findet man sehr selten auf manchen Achänien auch noch vereinzelte Zwillingshaare, ähnlich denen von *Decachaeta*, *Ageratum* usw. Die mittlere Berührungswand der Haarzellen ist getüpfelt oder nicht getüpfelt; der Basalzelle a fehlen asymmetrische Verdickungen.

Einzelne Drüsenköpfchen sind an ihrer Basis stark gestreckt, wodurch sie morphologisch an modifizierte Zwillingshaare erinnern. In einem Falle fand ich an einem solchen kurzgestielten Drüsenköpfchen in der (bei den Zwillingshaaren) a entsprechenden Zelle ein rudimentäres Schwellpolster (ähnlich wie bei den Doppelhaaren von *Decachaeta*).

Länge der Drüsenköpfchen: 35—60 $\mu$, meist 40 $\mu$.

**10.** *Mikania scandens* Willd., Fig. 6a, b.

Achänien mit zahlreichen Drüsenköpfchen und einfachen umgebogenen Haaren. Zwillingshaare nicht vorhanden.

Die einfachen Haare bestehen aus 3 bis 7 Zellen mit unverdickten Wänden und reichem plasmatischem Inhalt; sie sind zylindrisch, keulenförmig und endigen stumpf; die Endzelle ist gewöhnlich größer als die unteren Haarzellen.

Haarlänge: 70—120 $\mu$.

Für die Untersuchungen stand völlig ausgereiftes Material nicht zur Verfügung.

### Adenostylinae.

**11.** *Liatris spicata* (L.) Willd., Fig. 7a—i (Tafel XLIX, L).

Achänien besonders auf den Rippen stark behaart. Nur Zwillingshaare, dazwischen einzelne Drüsenköpfchen.

Die Zwillingshaare sind bei dieser Art ganz außerordentlich mannigfaltig, und zwar bezüglich ihrer Größe wie auch ihrer morphologischen Verhältnisse. Neben Trichomen, die, dem Typus des Zwillingshaares entsprechend, normal vierzellig sind, allerdings meist mit kürzerer Ausbildung von d, finden sich auch solche, bei denen d erheblich reduziert bis ganz verkümmert ist; häufig sind a und b, oder wenigstens eine von diesen Zellen, ohne Abtrennung von Tochterzellen selbst trichomatisch ausgewachsen. Im Verlauf dieser Reduktionen kommt es zur Ausbildung von Haaren, die nur noch zwei- bis einzellig sind, sich aber durch eine lückenlose Reihe von Übergängen vom Typus des normalen Zwillingshaares ableiten lassen.

In anderen Fällen wieder trennen a und b Tochterzellen ab, die extrem in die Länge wachsen und sich abermals durch Querwände teilen, wodurch die Trichomgebilde fünf- bis neunzellig werden können. In diesen Fällen pflegen die unteren Haarzellen unterhalb ihrer oberen Querwand seitlich mit Spitzen auszuwachsen.

Die Wände der Haarzellen sind am reifen Achänium meist stark verdickt, die Berührungswand zwischen c und d getüpfelt. Mitunter wurden auch nach außen gehende Wandporen, deren Lumen erheblich geringer als das der Tüpfel ist, in großer Anzahl beobachtet.

Rudimentäre Schwellpolster in der Basalzelle a sind nicht selten vorhanden.

Länge der Trichome: Entsprechend der morphologischen Mannigfaltigkeit sehr verschieden; bis 400 $\mu$.

## III. Astereae.

### Solidagininae.

**12.** *Chrysopsis villosa* Nutt., Fig. 8a—e.

Die Achänien haben infolge der gleichmäßigen Verteilung zahlreicher feiner Zwillingshaare auf dem Perikarp ein seidig-glänzendes Aussehen.

Die Zwillingshaare sind von regelmäßigem Bau, nur ihre Länge ist sehr verschieden. Stets sind nur 2 Haarzellen vorhanden; sie sind sehr dünn, langgestreckt und endigen spitz. Ihre Außenwände sind stark verdickt, ebenso die Haarmittelwand, deren Tüpfel in der Spitzenregion des Haares am größten sind.

Die Basalzelle a ist stark gestreckt und an ihrer Spitze verbreitert; ein mächtig entwickeltes gelbliches Schwellpolster füllt ihren die Epidermis überragenden Teil vollständig aus. In der den Zellen a und d gemeinsamen Wand finden sich ebenfalls Tüpfel. Die Basalwand von a ist verbreitert.

In einigen Fällen wurden abnorme asymmetrische Wandverdickungen auch in der Basalzelle b beobachtet.

Haarlänge: 100—800 $\mu$, meist etwa 500 $\mu$.

**13.** *Solidago ohioensis* Ridds., Fig. 9.

Perikarp gleichmäßig dicht mit kleinen Zwillingshaaren besetzt.

Die Haarzellen sind kurz, schwach zugespitzt, ihre Wände nur mäßig verdickt; die Haarmittelwand ist getüpfelt.

In der Basalzelle a bemerkt man ein großes, gelblich gefärbtes Schwellpolster, das den oberen Teil der Zelle völlig ausfüllt (von hier gehen Tüpfel nach der Haarzelle d) und unten nur ein im Längsschnitt etwa dreieckiges Lumen freiläßt.

Haarlänge: Meist 30—70 $\mu$.

**Grangeinae.**

**14.** *Ceruana pratensis* Forsk. (Ascherson 775), Fig. 10a—f.

Zwillingshaare in größerer Anzahl auf dem Perikarp, dazwischen einzelne Drüsenköpfchen.

Die bei dieser Art besonders eigentümlich differenzierten Haare sind schon von Hanausek[8] beschrieben und gezeichnet worden. Wegen der Ungenauigkeit und teilweisen Fehlerhaftigkeit seiner Angaben sehe ich mich veranlaßt, dieselben hier richtigzustellen.

Sämtliche Elemente des trichomatischen Zellkomplexes sind gleichmäßig mit nur schwachen Wandverdickungen versehen. Die Haarzellen sind kurz, ihre Enden spreizen gabelig auseinander. Die Haarzellspitzen sind mannigfach ausgestaltet: entweder einfach nach außen gebogen, oder schneckenförmig eingerollt, oder einzeln nochmals in zwei gebogene Spitzen gegabelt. Die Innenwände des Haares weisen englumige, schwer sichtbare Tüpfel auf.

Die Zellen a und b entbehren beide jeglicher asymmetrischer Wandverdickung. (Da sie erheblich größer als die Epidermiszellen und, namentlich in befeuchtetem Zustand, blasenartig nach außen vergrößert sind, wurden sie von Hanausek als „Blasenzellen" bezeichnet.)

Die Haare sind nicht, wie bei den anderen Arten, schräg nach der Achänienspitze hin gebogen, sondern nach verschiedenen Richtungen. Die Innenhälfte des Haares läßt sich durch die stets höhere Insertion der Haarzelle c und die häufig etwas geringere Breite der Basalzelle a von der Außenhälfte unterscheiden.

Haarlänge (von der Insertionsfläche von d aus gemessen): Meist 60—110 $\mu$.

Die Drüsenköpfchen, die außer diesen Zwillingshaaren ebenfalls noch am Perikarp vorhanden sind, haben gleichfalls je zwei Basalzellen und sind von dem typischen zweizellreihigen Bau. Hanauseks[8] Zeichnung eines einfach gestielten Drüsenköpfchens entspricht nicht den normalen Verhältnissen.

**Bellidinae.**

**15.** *Aphanostephus ramosissimus* DC. (Earle 344), Fig. 11.

Die Achänien haben bei dieser Art an der Basis einen dichten Kranz kleiner Zwillingshaare; oberhalb der Basis finden sich nur sehr wenige, einzelnstehende Zwillingshaare.

Diese sind von regelmäßigem Bau, stets vierzellig und verjüngen sich nach ihrer Spitze hin nicht unbeträchtlich. Die Haarzellen verfügen über starke, äußerst quellungsfähige Wandverdickungen und weichen erst kurz unterhalb der Haarspitze auseinander, um in kurze, abgestumpfte Enden auszulaufen. Tüpfel sind nicht vorhanden. Die äußere Haarhälfte ist gewöhnlich etwas kürzer.

Die Basalzelle a wird fast ganz von einem außerordentlich starken Schwellpolster ausgefüllt.

Der Pappus ist bei dieser Art zu einem Kranz sehr kleiner, an ihrer Basis miteinander verwachsener Borsten reduziert, die bemerkenswerterweise häufig wie die Zwillingshaare zweispitzig enden. Doch unterscheiden sie sich von letzteren durch ihre geringere Größe und die abweichenden Verhältnisse in ihren basalen Partien, z. B. das Fehlen des Schwellpolsters.

Länge der Zwillingshaare: 65—150 $\mu$, meist etwa 90 $\mu$.

Durchmesser eines 115 $\mu$ langen Haares oberhalb der Epidermis: 21 $\mu$, unterhalb der Spitze: 14 $\mu$.

**Asterinae.**

**16.** *Charieis heterophylla* Cass., Fig. 12a—h (Tafel L, LI).

Perikarp dicht mit Zwillingshaaren bekleidet, die sich bezüglich ihres morphologischen Baues völlig gleichen, aber von ganz verschiedener Größe sind. Sie bestehen stets aus vier Zellen.

Die Haarzellen verjüngen sich nicht nach der Spitze zu, wie dies bei den meisten Arten der Fall ist, sondern ihr Durchmesser bleibt bis kurz unterhalb des Haarendes gleich, wo sie sich dann voneinander trennen und in ganz kurze Spitzen auslaufen. c und d sind in ihrem Inneren völlig von mehr oder weniger deutlich geschichteten Schleimmassen erfüllt, die bei Befeuchtung nicht austreten; die ziemlich dünnen Zellwände heben sich von dem Zellinhalt nicht ab und lassen sich nur an gefärbten Mikrotomschnitten bzw. an solchen Zupfpräparaten erkennen, in denen durch Behandlung mit Kalilauge etc. der Schleim künstlich zum Austreten gebracht worden ist.

Die Basalzelle a besitzt ein starkes Schwellpolster, das sich aus zwei in verschiedenem Grade färbbaren Schichten zusammensetzt. Das Lumen ist, wie bei den Haarzellen, gleichfalls von Schleim erfüllt, in den sich mitunter noch körnige Plasmareste eingeschlossen finden.

Haarlänge: 40—600 $\mu$.

Durchschnittswert: Länge 400 $\mu$, Durchmesser 40 $\mu$.

**17.** *Aster caucasicus* DC., Fig. 13a—f.

Perikarp mit zahlreichen Zwillingshaaren und Drüsenköpfchen dicht bekleidet. Die Haare sind regelmäßig vierzellig; sehr selten nur ist eine Haarzelle nochmals durch eine Querwand geteilt.

Die Haarzellen endigen spitz, ihre Wandverdickungen sind kräftig; die Außenwand jeder einzelnen Haarzelle ist etwa ebenso stark wie die beiden Zellen gemeinsame mittlere Berührungswand. Haarquerschnitte lassen bei dieser Art eine besonders deutliche Schichtung der Haarzellen-Wand-

verdickungen in zwei Partien erkennen, deren äußere sich mit Safranin intensiv rot färbt, während die sekundäre nur wenig Farbstoff aufnimmt.

Die Basalzelle a ist in fertig verdicktem Zustande oben vollkommen von dem Schwellpolster ausgefüllt. In den Haaren am jungen Fruchtknoten ist zwischen dem Schwellpolster und der an d angrenzenden Seitenwand von a noch ein Lumendivertikel vorhanden, das später ebenfalls von Verdickungssubstanz ausgefüllt wird.

Haarlänge: 120—350 $\mu$.

**18.** *Olearia Muelleri* (Sond.) Benth. (Diels 5009).

Achänien gleichmäßig mit Zwillingshaaren bedeckt, die denen von *Aster caucasicus* (s. 17) gleichen, aber erheblich länger sind: Ihre Länge beträgt durchschnittlich 250—1500 $\mu$.

**19.** *Olearia lepidophylla* Benth. (Schayer, Van Diemensland).

Die Achänien sind mit Drüsenköpfchen und Zwillingshaaren besetzt, die denen von *Aster caucasicus* (s. 17) gleichen; die Haarzellen sind jedoch länger zugespitzt.

Haarlänge: 150—500 $\mu$.

**20.** *Felicia amelloides* (L.) Schlecht., Fig. 14a—e.

Perikarp gleichmäßig mit kurzen Zwillingshaaren bedeckt.

Die Haarzellen sind, wie die von *Charieis heterophylla* (s. 16), von Schleimmassen erfüllt, die jedoch den Zellwänden anliegen und gewöhnlich ein schmales zentrales Lumen freilassen, in dem sich eine gelbliche, krümelige Substanz findet. Auch hier tritt der Schleim niemals aus den Zellen aus. Die Haarzellen sind an ihren Enden abgestumpft und etwas länger ausgezogen als bei der eben genannten Art.

Die Basalzelle a ist sehr klein und besitzt ein relativ großes, gelbgefärbtes Schwellpolster, neben dem sich ein schmales, oft mit Plasmaresten angefülltes Lumendivertikel bis fast zur Insertionsfläche der Haarzelle c hinzieht. Die andere Basalzelle, b, ist außerordentlich stark blasenförmig in das Hypodermgewebe hinein ausgewölbt, so daß sie die Epidermiszellen um ein mehrfaches an Größe übertrifft. Die Wände dieser Zelle weisen kräftige Verdickungen auf, ganz besonders die Außenwand. Häufig sind noch eine oder mehrere benachbarte Epidermiszellen in der gleichen Weise ausgewölbt.

Haarlänge: 50—180 $\mu$.

**21.** *Felicia tenella* (L.) Nees., Fig. 15a, b.

Perikarp mit Zwillingshaaren, die sich nach der Spitze zu stark verjüngen, in gleichmäßiger Verteilung.

Die Haarzellen weisen einen schleimigen, hellbläulich erscheinenden Inhalt auf, der sie in ihrem oberen Teil völlig ausfüllt, in der Basis des Haarschaftes dagegen den Wänden angelagert ist, so daß hier ein schmales zentrales Lumen bleibt. Im oberen Drittel des Haares verquellen bei Wasserzutritt Mittellamelle, primäre Wandverdickungen und Schleiminhalt der Harzellen, ohne jedoch zu zerfließen. Das Haar erhält dadurch eine keulenartige Form („Innere Verschleimung").

Die Basalzelle a ist in reifem Zustande von einem starken Schwellpolster fast ganz ausgefüllt; es bleibt nur ein kleines Lumen an der Zellbasis.

Haarlänge: 60—180 $\mu$, oft etwa 100 $\mu$.

**22.** *Townsendia Fendleri* A. Gray (Purpus 210), Fig. 16a, b.

Achänien, besonders an der Basis, mit zahlreichen langen Zwillingshaaren bedeckt.

Bezüglich der Verdickungen und des geschichteten Schleiminhalts der Haarzellen gilt dasselbe, was für *Charieis heterophylla* (s. 16) gesagt wurde. Die zugespitzten, terminal abgerundeten Haarzellen streben jedoch mit ihren Enden auseinander und sind in entgegengesetzter Richtung eingerollt; an der inneren Flanke des eingerollten Teiles besitzt jede Haarzelle meist eine starke einseitige Wandverdickung.

Das Schwellpolster der Basalzelle a gleicht hinsichtlich Form und Schichtung dem der genannten Art; die Zelle ist jedoch leer, nicht von Schleim erfüllt, und von erheblicherer Größe. An der Basis ist sie seitlich etwas ausgewölbt und greift mit der Auswölbung unter die Basalwand der Zelle b.

Haarlänge: 120—600 $\mu$.

**23.** *Townsendia florifer* A. Gray (Cusich 2616). .

Haare wie bei 22, Haarzellen jedoch mit geraden Spitzen endigend, die nicht eingerollt sind.

### Conyzinae.

**24.** *Conyza ambigua* DC., Fig. 17a—c.

Zwillingshaare in gleichmäßiger Verteilung auf dem Perikarp.

Die Haarzellen endigen spitz; ihre Außenwände sind mäßig verdickt, die getüpfelte gemeinsame Berührungswand in noch geringerem Maße.

a hat ein großes, gelblich gefärbtes Schwellpolster, das den über die Epidermis ragenden Teil der Zelle ganz ausfüllt und sich nach unten bis an die Zellbasis fortsetzt. Häufig hat diese Zelle unten eine seitliche Auswölbung, die die Basalzelle b teilweise emporhebt.

Haarlänge: 90—250 $\mu$.

### Baccharidinae.

**25.** *Baccharis halimifolia* L.

Am Perikarp finden sich ganz vereinzelt zurückgebildete Zwillingshaare von verschiedener Länge und Zellenzahl. Die Haarzellen trennen sich an ihrer Spitze nicht voneinander, sondern sind vollkommen verwachsen und am Ende abgerundet. Von den hier geringeren Wandverdickungen abgesehen, gleichen die Haare denen von *Senecio umbrosus* W. et K. (cf. 67, Fig. 47a—e).

Haarlänge: 60—170 $\mu$.

Für die Untersuchungen stand völlig ausgereiftes Material nicht zur Verfügung.

## IV. Inuleae.

### Tarchonanthinae.

**26.** *Brachylaena discolor* DC. (Conrath 359).

Perikarp dicht mit Zwillingshaaren bekleidet.

Haare morphologisch mannigfach, z. T. denen von *Aster caucasicus* (s. 17) ähnlich, aber sämtliche Verdickungen schwächer entwickelt.

Die Haarzellen sind lang zugespitzt (ähnlich wie *Corymbium glabrum*, s. 3); häufig sind sie mehrfach durch Querwände geteilt.

Die Basalzelle a besitzt meist ein Schwellpolster.

Haarlänge: 300—750 $\mu$.

**Plucheinae.**

**27.** *Pechuel-Loeschea Leubnitziae* (O. Ktze.) O. Hoffm. (Pfeil 169), Fig. 18.

Frucht mit sehr feinen, morphologisch einheitlichen Zwillingstrichomen behaart, die in größerer Anzahl und gleichmäßiger Verteilung vorhanden sind.

An der Basis des Haarschaftes sind die Haarzellen schwach, nach der Spitze zu dagegen kräftiger verdickt und stärker quellungsfähig. Die Haarmittelwand ist ungetüpfelt.

Die Basalzelle a ist dünnwandig und von geringer Größe; sie besitzt kein Schwellpolster.

Haarlänge: 100—350 $\mu$.

**Filagininae.**

**28.** *Blepharispermum brachycarphum* Mattf. (Schlieben 6215), Fig. 19a—d (Tafel LI, LII).

Achänien zusammengedrückt, etwas gekrümmt, an den beiden Seitenrippen durch vielzellige Zwillingshaare gewimpert.

Die Basalzellen a und b sind gewöhnlich etwas höher als die sie umgebenden Epidermiszellen; auch scheinen sie häufig in geringem Maße von der Kohleschicht emporgehoben, die bei dieser Art nach unten direkt an die Epidermis anschließt und unter den Haarbasalzellen besonders kräftig ausgebildet ist. Gegenüber den Epidermiszellen sind die Basalzellen weiterhin durch stärkere Wandverdickungen ausgezeichnet, die mit einem gelbbraunen Farbstoff imprägniert sind. a hat meist ein mehr oder weniger deutlich erkennbares rudimentäres Schwellpolster, das ebenfalls tief gelbbraun gefärbt ist. An a und b schließen sich nach oben je eine oder zwei, seltener auch drei stark blasig ausgewölbte Haarzellen an, deren Wände schwach verdickt sind; untereinander sind diese Blasenzellen stark getüpfelt. Auf ihnen sitzen langgestreckte, am Ende zugespitzte Haarzellen, die in gleichem Maße verdickt und getüpfelt sind.

Im ganzen besteht das Trichom aus meist 6—8 Zellen; ihre Zahl kann indessen größer oder kleiner sein; deshalb sind auch die Haare an einem und demselben Achänium morphologisch oft recht verschieden. An jedem Haar (außer denen der Fruchtbasis) lassen sich jedoch trotz der im einzelnen verschieden morphologischen Verhältnisse stets zwei Formen von Haarzellen unterscheiden, nämlich die in wechselnder Anzahl vorhandenen, blasig ausgewölbten unteren Haarzellen und zwei endständige, dünnere, zugespitzte Haarspitzenzellen. Nur an der Basis des Achäniums, wo die Haare kürzer sind und so dicht nebeneinanderstehen, daß sie oft miteinander verwachsen zu sein scheinen, ist ihr Bau stark abgeändert.

Haarlänge: 350—450 $\mu$.

**29.** *Ifloga obovata* C. Bolle (Burchard 380).

Die schon von Murbeck[22] als „hinsichtlich ihrer Größe stark reduzierte *Senecio*-Haare" erwähnten schleimproduzierenden Papillen des Perikarps, die mangels ausreichenden Materials nicht an Hand von Mikrotomschnitten untersucht werden konnten, scheinen mit den bei *Phacellothrix cladochaeta* (s. 34) beobachteten äußerst reduzierten Zwillingshaaren identisch zu sein.

**Gnaphalinae.**

**30.** *Leontopodium alpinum* Cass., Fig. 20a—c.

Das Perikarp weist einzelne, stumpf endigende kleine Zwillingshaare auf, die in ähnlicher Weise reduziert sind, wie die schon von Hanausek[8] beschriebenen „verzwergten" Z. von *Helichrysum plicatum* DC. (Briquets „poils de Nobbe myxogènes").

Die Haarzellen sind fast völlig miteinander verwachsen und an der Spitze abgerundet. Bei Wasserzutritt sind sie imstande, unter Verquellung ihrer Mittellamelle an der Spitze auseinanderzuweichen, wobei Schleim nach außen abgeschieden wird.

Die Basalzelle a ist bei reifen Früchten vollständig von farbloser Verdickungsmasse ausgefüllt, die im Verlauf der Entwicklung basipetal angelagert wurde. Dasselbe kann in vielen Fällen bei der Basalzelle b beobachtet werden.

Haarlänge: 30—65 $\mu$.

**31.** *Anaphalis triplinervis* (Sims.) Clarke, Fig. 21a, b.

Achänien sehr dicht mit kurzen Schleimhaaren bedeckt, die morphologisch denen von 30 ähneln, sich von ihnen aber u. a. durch ihre bräunliche Färbung unterscheiden.

Die Verwachsung der Haarzellen ist vollkommen und geht bis zum Haarende; in ihre schwache Wandverdickung ist gelbbrauner Farbstoff eingelagert. c ist nicht länger als die Basalzelle a; d ist an ihrer Basis sehr schmal und erweitert sich erst oberhalb der Insertionswand von c. Bei Befeuchtung trennen sich die Haarzellen kurz unterhalb der Spitze und entlassen nach außen farblosen Schleim.

Die Basalzelle a ist völlig von Verdickungssubstanz ausgefüllt. Neben einer tiefdunkelbraunen Substanz, die die Hauptmasse der Verdickung ausmacht, bemerkt man ein kleines, farbloses, mehrfach in sich geschichtetes Schwellpolster von der typischen Form. b ist sehr dünnwandig und, wie die übrigen Epidermiszellen, am reifen Achänium zusammengedrückt und kollabiert.

Haarlänge: 25—50 $\mu$, meist etwa 35 $\mu$.

**32.** *Gnaphalium breviscapum* Mattf. (Brass 4345), Fig. 22a, b.

Am Perikarp finden sich verzwergte Schleimhaare von Zwillingscharakter. Sie sind nach ihrer Spitze zu verbreitert; im übrigen gilt bezüglich der Größenverhältnisse ihrer Zellen und der Morphologie des Haarschaftes das gleiche, was für 31 gesagt wurde.

Die Basalzelle a weist ein großes Schwellpolster auf, neben dem ein im oberen Teil der Zelle verbreitertes, deutlich sichtbares Lumen erhalten

bleibt. Häufig bemerkt man darin gelbliche Inhaltsbestandteile. Die Zellwand ist innen von einer dünnen Schleimschicht bekleidet (sekundäre Wandverdickung?).

Haarlänge: 30—90 $\mu$, meist etwa 50 $\mu$.

**33.** *Helichrysum roseum* (Hook.) Benth., Fig. 23a—k.

Die Achänien sind von einem dichten weißen Filz langer, bandförmig abgeflachter Zwillingshaare bedeckt. Fast alle Epidermiszellen nehmen an der Haarbildung teil.

Die Haarzellen sind von stark quellungsfähigen Wandverdickungsschichten bis auf ein meist nur geringes zentrales Lumen ausgefüllt. Bei Befeuchtung schwellen die Haare, besonders an ihren Enden, sehr stark an; die Wandverdickungen verquellen schleimig, werden aber nach außen von einer dünnen Cuticula zusammengehalten. Es hat den Anschein, als ob die Verdickungsschichten aus dem mittleren Teil der Haarzellen beim Quellungsvorgang sich nach den Haarspitzen zu verziehen und die dort besonders intensive Quellung mit bewirken; in gequollenem Zustand ist das Haar in der Mitte meist völlig kollabiert, an seiner Spitze dagegen stark vergrößert.

Die Spitzen der Haarzellen sind sehr verschieden ausgestaltet, nämlich mehr oder weniger lang ausgezogen oder auch völlig abgerundet. Sie sind mitunter von feinen, nach außen gehenden Wandporen durchbrochen.

Die Basalzelle a ist langgestreckt und gleichmäßig verdickt; nur an der Innenseite, wo bei anderen Arten das Schwellpolster aufzutreten pflegt, ist auch hier die Verdickung etwas stärker. Im übrigen ist a von einer krümeligen, intensiv gelbgefärbten Substanz ausgefüllt. d sitzt seitlich an b; die Trennungswand liegt in derselben Ebene wie die radialen Wände der Epidermiszellen.

Haarlänge: 1500—3000 $\mu$.

**34.** *Phacellothrix cladochaeta* F. Muell. (Brass 5738), Fig. 24a—c.

Am Perikarp fallen zwischen den normalen Elementen der Epidermis in größerer Zahl schleimabsondernde Zellenpaare auf, die ich für Reduktionsformen verschleimender Zwillingshaartypen wie der vorbeschriebenen halte.

Es handelt sich um je zwei nebeneinanderliegende Zellen, die in der Weise orientiert sind, daß die eine der Basis, die andere der Spitze des Achäniums zugekehrt ist; die erstere, die also der Zwillingshaar-Basalzelle a entspricht, ist von geringerer Größe. Beide Zellen verjüngen sich nach oben und bilden gemeinsam einen von der Zellenbasis deutlich abgesetzten kurzen Zylinder. Im Längsschnitt bietet das Zellenpaar den Anblick einer kurzhalsigen Flasche. An ihrer Spitze entlassen die beiden Zellen bei Wasserzutritt zwei lange, schlauchförmige Schleimballen, die in entgegengesetzter Richtung gekrümmt sind und nicht zerfließen.

Zur Untersuchung stand nur sehr wenig Material zur Verfügung. Es gelang mir jedoch auch bei dieser Art, vorzügliche Mikrotomlängsschnitte anzufertigen; allerdings war durch die Vorbehandlung (Aufweichen, Alkohol usw.) der Schleim schon restlos entfernt und im fertigen Präparat

nicht mehr sichtbar. Um die Mechanik der Zellöffnung beim Schleimaustritt zu erklären, wäre die Untersuchung von jüngerem Material erforderlich.

**Relhaninae.**

**35.** *Relhania apiculata* DC. (Schlechter 10031).

Zwillingshaare auf den z. T. kurz flügelförmigen Fruchtrippen in großer Zahl vorhanden.

Die Haare ähneln morphologisch denen von *Aster caucasicus* DC. (s. 17); jedoch weisen die Haarzellen stark quellungsfähige, vielfach geschichtete Wandverdickungen auf. Die Haarmittelwand ist stark getüpfelt. Ein Lumen ist bei den fertig ausgebildeten Haarzellen am reifen Achänium nicht mehr zu erkennen.

Die Basalzelle a besitzt ein Schwellpolster, an dem sich deutlich eine primäre neben einer sekundären Schicht erkennen läßt. Die letztere kleidet die gesamte Innenwand der Basalzelle aus.

Haarlänge: 200—350 $\mu$.

**Athrixinae.**

**36.** *Heterolepis decipiens* Cass. (Tyson 921).

Frucht zottig, von zahlreichen langen Zwillingshaaren eingehüllt. Wandverdickungen der Haarzellen stark, bräunlich gefärbt. Basalzelle a mit Schwellpolster.

**Inulinae.**

**37.** *Inula Conyza* DC., Fig. 25a—c.

Achänien an der Basis kahl; obere Hälfte zerstreut behaart. Zwillingshaare.

Die Außenwände der Haarzellen sind stark verdickt, die Haarmittelwand dagegen nur wenig. Die sekundäre Wandverdickungsschicht ist sehr schwach entwickelt und hebt sich deutlich von der farblosen primären ab. Die Haarzellen laufen in kurze, terminal abgerundete Spitzen aus.

Die Basalzelle a ist an ihrer Basis stark vergrößert und ausgebaucht. Sie ist in ihrem oberen, über die Epidermis ragenden Teil völlig von einem starken, bräunlich gefärbten Schwellpolster ausgefüllt, das nur mit dem oberen Saum der Radialwand der angrenzenden Epidermiszelle verwachsen ist. Die Basalzelle b weist, wie die anderen Epidermiszellen, in ihrem Inneren einen prismatischen Kalziumoxalatkristall auf.

Haarlänge: 100—150 $\mu$.

**Buphthalminae.**

**38.** *Odontospermum maritimum* DC. (Todaro 810), Fig. 26a, b.

Zwillingshaare in gleichmäßiger Verteilung auf dem Perikarp.

Die Haarzellen haben außerordentlich starke, quellungsfähige Wandverdickungen, die keine deutliche Schichtung erkennen lassen. Die Haarmittelwand ist im basalen Teil des Haarschaftes stärker verdickt; nach oben hin verjüngt sie sich.

In der Basalzelle a bemerkt man ein starkes Schwellpolster. Das Lumen ist im unteren Teil der Zelle ziemlich eng; ein schlitzförmiges

Divertikel zieht sich seitlich des Schwellpolsters bis in den oberen Teil der Zelle hin und erreicht dort an der Berührungswand zwischen a und c seinen größten Durchmesser.

Die Basalzelle b hat, wie die Epidermiszellen, nur sehr schwach verdickte Wände, die sich am reifen Achänium um die in Einzahl in jeder Epidermiszelle liegenden prismatischen Kalziumoxalatkristalle herumlegen und sich ihrer Gestalt anpassen.

Haarlänge: 220—350 $\mu$.

## V. Heliantheae.

### Lagascinae.

**39.** *Lagascea mollis* Cav.

Die Achänien sind an der Basis kahl; an ihrem oberen Teil weisen sie verstreut einfache, mehrzellige, spitze Haare auf, die am oberen Fruchtrande zu einem Kranz zusammentreten. Zwillingshaare fehlen.

### Melampodinae.

**40.** *Lindheimera texana* A. Gray et Engelm., Fig. 27 a—c.

Aus den 5 weiblichen Randblüten des Köpfchens entwickeln sich Achänien, die an ihrer Innenseite stark behaart sind. Zwillingshaare fehlen; die Haare sind vielmehr stets einfach, starr und nach der Spitze des Achäniums hin gebogen. Sie sind von ganz verschiedener Größe, ebenso ist die Zahl ihrer Zellen sehr verschieden; neben kurzen, zweizelligen, stets spitzen Haaren, die namentlich auf den Flügeln der Frucht in großer Zahl auftreten, finden sich solche, die durch relativ dünne Querwände in eine größere oder kleinere Anzahl von Haarzellen gegliedert sind. Bei diesen größeren Haaren ist die Basalzelle meist durch antiklin gerichtete Wände mehrfach geteilt; die oberste, gewöhnlich etwas stärker verdickte Haarzelle läuft spitz zu oder ist häufig auch mehr oder weniger abgerundet. Die Außenwände der Haarzellen sind mit Verdickungen versehen, die eine feine Schichtung erkennen lassen; bei den mehrzelligen Haaren ist die Cuticula der oberen Haarzellen mit rundlichen, eiförmigen oder gestreckten Höckern versehen.

Haare von ähnlichem Bau, die indessen durch ihre gerade, langgestreckte Gestalt und die schwächer ausgebildeten Wandverdickungen ihrer gewöhnlich in größerer Anzahl vorhandenen Zellen sich unterscheiden, finden sich auch auf der Blumenkrone der Rand- und Scheibenblüten sowie auf den Spreu-, Deck- und Involucralblättern.

### Ambrosinae.

**41.** *Iva angustifolia* Nutt. (Wawra 287).

Achänien der zentralständigen weiblichen Blüte gleichmäßig mit zweizellreihigen Drüsenköpfchen von der gewöhnlichen Form behaart. Dazwischen finden sich, besonders am oberen Teil des Achäniums, einzelne einfache, mehrzellige, spitze Haare. Zwillingshaare fehlen.

Für die Untersuchungen stand ausgereiftes Material nicht zur Verfügung.

**Zinninae.**

**42.** *Zinnia Haageana* Klotzsch.

Früchte der Scheibenblüten zweiflügelig; Flügelrand durch zahlreiche Zwillingshaare „gewimpert".

Die Haarzellen, deren Wände mäßig verdickt sind, endigen mit sehr langen Spitzen. Die Haare sind in sich gedreht, d. h. die Haarzellen sind seitlich umeinander herumgewachsen, so daß ihre Spitzen häufig über Kreuz stehen.

Die Insertionswand von d auf b ist nicht, wie bei allen anderen untersuchten Arten, (periklin oder) nach der Basalzelle a hin geneigt, sondern in entgegengesetzter Richtung.

In der Basalzelle a fällt ein großes, bräunlich gefärbtes Schwellpolster auf, das sie nicht selten bis auf ein im Längsschnitt dreieckiges kleines Lumen total ausfüllt.

Alle Zellen des Trichoms sind außerordentlich reich getüpfelt.

Die erste hypodermale Schicht, deren gestreckte Zellen die Flügelung der Frucht hervorrufen, ist ebenfalls durch den Besitz zahlreicher Tüpfel in ihren Zellwänden ausgezeichnet.

Haarlänge: 250—700 $\mu$.

Früchte der Randblüten: Haare kürzer, gleichfalls in sich gedreht; Schwellpolster von a reduziert.

**43.** *Zinnia multiflora* L.

Früchte der Randblüten:

Nach außen gewandte Fruchtseite: Untere Hälfte wenig behaart; kurze, borstenförmige, zweispitzige Zwillingshaare. Obere Hälfte reichlicher mit Haaren versehen, und zwar Zwillingshaaren vermischt mit einfachen, spitzen, mehrzelligen Trichomen, die denen von *Lagascea* (s. 39) und *Iva* (s. 41) gleichen. An der Fruchtspitze kommen auch hier fast ausschließlich diese einfachen Haare vor.

Innenseite der Frucht: Viel dichter als die Außenseite behaart. Unten nur Zwillings-, oben vorwiegend einfache Haare; auf dem mittleren Teil des Achäniums beide Haartypen nebeneinander, jedoch die Zwillingshaare vorherrschend.

Früchte der Scheibenblüten:

Verteilung der Trichome auf dem Perikarp wie oben, aber fast nur Zwillingshaare vorhanden, einfache Haare nur ganz vereinzelt.

Die Zwillingshaare ähneln denen, die sich auf den Früchten der Randblüten von *Z. Haageana* (s. 42) finden; sie sind jedoch noch kürzer und haben außerdem erheblich stärkere, mehrfach geschichtete, quellungsfähige Wandverdickungen; die Haarmittelwand ist weniger verdickt und weist zahlreiche Tüpfel auf.

Die Basalzelle a besitzt ein nur kleines, stark zurückgebildetes Schwellpolster. Im Inneren der genannten Zellen bemerkt man häufig eine gelbgefärbte, krümelige Substanz.

Länge der Zwillingshaare: 60—180 $\mu$.

Die Elemente der subepidermalen Schicht sind in radialer Richtung gestreckt und mehrfach durch Querwände geteilt. Ihre Wände sind von langen, schlitzförmigen Tüpfeln durchbrochen, so daß diese Zellen in ihrem Bau an Netztracheiden erinnern.

**44.** *Sanvitalia procumbens* Lam., Fig. 28a—k (Tafel LIII, LIV).

Die Früchte sind zusammengedrückt und geflügelt. Auf den Rändern der beiden Flügel finden sich in großer Anzahl Zwillingshaare, die oben eingerollt sind; auf den Breitseiten der Frucht sind Haare nur ganz vereinzelt zu finden.

Die Haarzellen sind zugespitzt und kräftig verdickt, die Verdickungen deutlich zweischichtig; die Haarmittelwand ist dünn und von Tüpfeln durchbrochen. Das Haar ist an seinem Ende nach der Spitze des Achäniums zu eingerollt. d ist häufig kürzer als c; c ist auf a gewöhnlich schräg inseriert. In der Basalzelle a bemerkt man ein sehr starkes Schwellpolster.

Haarlänge: 150—250 $\mu$.

Die subepidermale Schicht bildet im Lauf der Fruchtentwicklung durch starke Streckung und Teilung ihrer Zellen die Flügel der Frucht. Auch auf den Breitseiten der Frucht entstehen an einzelnen Stellen durch stärkeres Wachstum dieses Gewebes höckerförmige Emergenzen, jedoch nur unterhalb der dort vereinzelt vorhandenen Haare. Die Zellen dieser Schicht sind stark verholzt und getüpfelt; mitunter bemerkt man in ihren Wänden Hoftüpfel mit schrägen Tori; sonst sind die Tüpfel rund bis schlitzförmig und schwach oder nicht behöft. Die Zellwände haben häufig, ähnlich wie z. B. Taxusholz, schmale aufgelagerte Verdickungsleisten.

Auf den Fruchtflügeln und oberhalb der Perikarphöcker sind die Epidermiszellen zusammengedrückt; das Schwellpolster verhindert, daß auch die Basalzelle a kollabiert, und hält somit das Haar in seiner schräg nach der Achänienspitze geneigten Richtung.

### Verbesininae.

**45.** *Helianthus annuus* L., Fig. 29a—f.

Achänien regelmäßig dünn behaart. Zweispitzige Zwillingshaare, dazwischen ganz vereinzelt einfache, mehrzellige, spitze Haare.

Die Wände der Haarzellen sind schwach verdickt, die Mittelwand sehr fein getüpfelt. c und d nehmen an Breite nach oben etwas zu und verquellen auch an der Spitze stärker. Die Basalzelle a ist nach unten vergrößert, oft ausgebaucht, und besitzt ein verhältnismäßig kleines Schwellpolster.

Haarlänge: 100—600 $\mu$, meist 200—400 $\mu$.

Die einfachen Haare haben stärker verdickte Wände und sind länger als die Zwillingshaare.

Zellen der ersten subepidermalen Schicht verdickt, Wände von sehr zahlreichen, feinen, runden, ovalen oder vieleckigen Tüpfeln siebartig durchbrochen.

**46.** *Spilanthes oleracea* Jacq., Fig. 30a—d.

Die Achänien sind abgeflacht und besitzen zwei kurze Flügel, deren Ränder mit einer Reihe von kurz zweispitzigen Zwillingshaaren besetzt sind. Außerdem finden sich Zwillingshaare in gleichmäßiger Verteilung auch auf den Breitseiten der Frucht.

Der Haarschaft ist meist gebogen und verjüngt sich stark nach oben. Die Haarzellen haben schwache Wandverdickungen; ihre Mittelwand ist kaum verdickt und sehr stark getüpfelt; wie in den meisten Fällen, sind auch hier die Tüpfel im oberen Teil der Wand am größten. Die Haarzellen enden mit kurzen, terminal abgerundeten Spitzen, die mitunter schwach gebogen sind.

Die Basalzelle a weist ein starkes, mehrfach geschichtetes, am reifen Achänium intensiv braungefärbtes Schwellpolster auf.

Haarlänge: 90—300 $\mu$, meist etwa 200 $\mu$.

Die kurzen Flügel entstehen, wie bei *Sanvitalia procumbens* (s. 44) (und wahrscheinlich noch vielen anderen Arten) durch stärkeres Wachstum der ersten subepidermalen Zellschicht; die Wände dieser Zellen besitzen sehr große runde Tüpfel, zwischen denen sich spangenartige Wandverdickungen hinziehen.

**Coreopsidinae.**

**47.** *Bidens leucanthus* (L.) Willd., Fig. 31a—e (Tafel LIV, LV).

Auf den Längsrippen der Achänien, und zwar meist nur an der Basis und Spitze, finden sich in geringerer Zahl Zwillingshaare. Am stärksten ist die Behaarung der aus den randständigen Blüten hervorgehenden Früchte, die erheblich kürzer sind als die der zentralen Scheibenblüten.

Der Haarschaft verjüngt sich stark nach oben; es sind stets nur zwei Haarzellen vorhanden, die lang zugespitzt und fast ihrer ganzen Länge nach miteinander verwachsen sind. Die Wand dieser Zellen besteht aus zwei Schichten, einer äußeren, bräunlichen und einer sie an Stärke erheblich übertreffenden inneren Verdickungsschicht, die bläulich erscheint und stark quillt. Die engen Lumina sind gewöhnlich von gelben, körnigen Plasmaresten erfüllt.

Die Trichome sind meist 5—6zellig, da zwischen b und d fast stets noch 1—2 kurze, von b abgegebene Zellen ($b_1$ bzw. $b_2$) eingeschoben sind. Diese Zellen sind am reifen Achänium stark verdickt, ebenso die Basalzellen. Am stärksten sind die Wandverdickungen bei a (besonders an der Innenseite, wo sonst das Schwellpolster sitzt) und $b_1$; sie fallen auch dadurch auf, daß sie mit einem gelbbraunen Farbstoff imprägniert sind.

Haarlänge 100—350 $\mu$.

Im Nachblütestadium beginnen am Fruchtknoten die unter den trichomatischen Zellkomplexen liegenden Elemente der ersten subepidermalen Schicht, sich in radialer Richtung stark zu teilen, wobei sie gleichzeitig erheblich in die Länge wachsen. Die Epidermis mit den Haaren wird dadurch an diesen Stellen in die Höhe gehoben, wobei die Epidermiszellen zusammengedrückt werden. Am reifen Achänium steht jedes Haar dann auf einem oft stattlichen kegelförmigen Höcker.

**Galinsoginae.**

**48.** *Galinsoga quadriradiata* R. et P., Fig. 32a—c.

Perikarp mit zweispitzigen Zwillingstrichomen kurz behaart.

Die Haarzellen sind zugespitzt und haben starke Wandverdickungen; auch die reich getüpfelte Haarmittelwand ist stark verdickt.

Die Basalzelle a ist in ihrem der Fruchtspitze zugewandten Teil völlig von gelblicher Verdickungsmasse ausgefüllt; das verbleibende Lumen ist nur klein. b ist erheblich höher als die Epidermiszellen.

Haarlänge 90—150 $\mu$.

**49.** *Tridax trilobata* (Cav.) Hemsl., Fig. 33a—e.

Das Perikarp ist dicht mit feinen, zweispitzigen Zwillingshaaren besetzt.

Die Haarzellen sind kurz zugespitzt, ihre Wände mäßig verdickt. Der Durchmesser der Haarzelle d ist an ihrer Basis stark vergrößert; b ist kurz oberhalb ihrer Insertionswand etwa rechtwinklig umgebogen.

Wie bei 48, ist auch hier die Basalzelle b gegenüber den Epidermiszellen stark vergrößert; a dagegen ist hinsichtlich ihrer Größe ganz außerordentlich reduziert. Die Wände der letztgenannten Zelle weisen gleichmäßige Verdickungen auf; ein Schwellpolster ist nicht vorhanden.

Haarlänge: 150—350 $\mu$.

**Madinae.**

**50.** *Layia glandulosa* H. A. (Howell, Columbia River), Fig. 34a, b.

Zwillingshaare in großer Zahl gleichmäßig über die Oberfläche des Achäniums verteilt.

Die Haarzellen sind zugespitzt; sie haben kräftig entwickelte, ungemein quellungsfähige Wandverdickungen, die eine mehrfache Längsschichtung erkennen lassen; insbesondere sind wieder eine stark lichtbrechende innere und eine dunkelgefärbte äußere Verdickungsschicht zu unterscheiden. Die Haarzelle d ist an ihrer Basis stark verbreitert und häufig mit ihrer inneren Längswand über die innere Seitenwand von a herübergewachsen. Die Haarmittelwand ist getüpfelt.

Am reifen Achänium sind die Basalzellen a und b, wie die übrigen Epidermiszellen, sehr niedrig; offenbar ist die Epidermis postfloral durch das mächtig entwickelte Sklerenchym und die ebenfalls stark ausgebildete Kohleschicht zusammengedrückt.

Die Außenwand der Basalzelle a ist stärker verdickt (gelblich gefärbtes Schwellpolsterrudiment), mitunter sogar völlig von Verdickungsmasse ausgefüllt.

Haarlänge: Sehr verschieden, 100—1000 $\mu$.

## VI. Helenieae.

**Jauminae.**

**51.** *Jaumea Chevalieri* O. Hoffm. (Ledermann 3743), Fig. 35a—c.

Perikarp reichlich mit flach zusammengedrückten Zwillingshaaren bedeckt.

Die Haarzellen sind zugespitzt, ihre Wände verdickt und gelbgefärbt. An ihrer Basis ist c von sehr geringem, d von vergrößertem Durchmesser. Beide Zellen sind von den Basalzellen durch periklin gerichtete Wände abgegliedert.

a und b unterscheiden sich nicht von den Epidermiszellen; nur a scheint im allgemeinen kleiner zu sein.

Haarlänge: 300—500 $\mu$.

Zur Untersuchung lag nur sehr wenig Material vor, das zudem noch nicht völlig ausgereift war.

**Riddellinae.**

**52.** *Baileya multiradiata* Harv. et Gr. (Pringle 9447), Fig. 36a, b.

Fruchtrippen mit rundlichen, papillenförmigen Gebilden besetzt, die sich bei näherer Untersuchung als ganz reduzierte, morphologisch uneinheitliche Zwillingstrichome erweisen.

Die „Haarzellen" sind sehr kurz und völlig miteinander verwachsen; ihre Wände sind unregelmäßig stark verdickt.

Die Basalzellen sind von geringerer Größe als die Zellen der Epidermis; a hat mitunter noch ein erkennbares Schwellpolsterrudiment. — Nicht selten setzt sich das Trichom aus mehr als vier Zellen zusammen.

Länge der Papillen: 30—60 $\mu$.

**Heleninae.**

**53.** *Schkuhria abrotanoides* Roth., Fig. 37a—c.

Zwillingshaare in großer Anzahl auf den Fruchtrippen.

An ihrer Basis sind die zugespitzten Haarzellen nur schwach verdickt; weiter oben sind ihre Wandverdickungen dagegen kräftig und sehr quellungsfähig. Die Stärke der Mittelwand nimmt nach der Haarspitze hin ebenfalls zu, bleibt im allgemeinen jedoch hinter der der Außenwände weit zurück. c sitzt der Basalzelle a mit einer nach ihrer Außenwand schräg geneigten Insertionswand auf. Die b und d gemeinsame Wand ist oft nahezu periklin und verhältnismäßig groß. In den Wandverdickungen der Haarzellen lassen sich wieder zwei Schichten unterscheiden, deren innere schwächer ist.

Die Basalzelle a weist ein Schwellpolster auf.

Haarlänge: Meist etwa 200 $\mu$.

Die erste subepidermale Schicht ist als sehr stark getüpfeltes Wasserverteilungsgewebe ausgebildet.

**54.** *Gaillardia amblyodon* F. Gay, Fig. 38a—c.

Die Achänien sind oben völlig kahl; an ihrem basalen Teil tragen sie einen dichten Schopf von Zwillingshaaren, die häufig die Länge des ganzen Achäniums erreichen und dieses völlig einhüllen; nur direkt an der Fruchtbasis sind sie von geringerer Länge.

Die Haarzellen sind zugespitzt und weisen starke Verdickungen ihrer Außen- und Mittelwand auf. c ist mehr oder weniger schräg auf a inseriert. Die Trennungswand zwischen b und d ist ebenfalls schräg, häufig getüpfelt; die Tüpfel der Haarmittelwand sind rund bis schlitzförmig.

Die Basalzelle a überragt die Epidermiszellen um das Drei- bis Vierfache ihrer Höhe; a hat starke beiderseitige Wandverdickungen, die eine feine Schichtung erkennen lassen, und ein zentrales Lumen, das sich nach oben und unten erheblich erweitert. Die untere Wand von a ist konvex ausgewölbt, in der Mitte stärker verdickt als an den Seiten, und stark getüpfelt; oben ist a ebenfalls vergrößert und zeigt eine kopfförmige Erweiterung.

In der Basalzelle b findet sich, wie in den übrigen Epidermiszellen, stets ein großer prismatischer Kalziumoxalatkristall.

Haarlänge: 50 (an der Basis!) bis 4000 $\mu$, meist etwa 1500 $\mu$.

### Tagetininae.

**55.** *Tagetes erecta* L., Fig. 39a—e.

Kleine, stark reduzierte, morphologisch uneinheitliche Zwillingstrichome auf den Längsrippen der Frucht.

Die „Haarzellen" des verkürzten Zellkomplexes endigen zum Teil spitz; ihre Außenwände haben starke, mehrfach geschichtete Wandverdickungen; die weniger stark verdickten Innenwände der Trichome sind getüpfelt. Es sind sehr häufig mehr als 2 Haarzellen zu beobachten; a produziert nämlich häufig statt nur einer Haarzelle größere Zellkomplexe, die sogar durch Längswände geteilt sein können. Die Insertionswand von d ist meist vergrößert.

a weist mitunter eine einseitige Wandverdickung auf (rudimentäres Schwellpolster).

Haarlänge: 30—60 $\mu$.

**56.** *Tagetes patula* L., Fig. 40a—c.

Auf den Längsrippen des Achäniums finden sich zweispitzige Zwillingshaare.

Die Außenwände der Haarzellen haben Verdickungen, in denen sich deutlich zwei Schichten unterscheiden lassen. d ist fast immer erheblich stärker verdickt als die innere Haarzelle; die Haarmittelwand ist sehr dünn und weist Tüpfel auf. Im Inneren der Haarzellen bemerkt man eine mehr oder weniger gefärbte, grobkrümelige Substanz.

Die Basalzelle a ist von der gleichen Höhe wie b und alle übrigen Epidermiszellen. Ihre Außenwand ist seitlich der Insertionsfläche von c stärker verdickt (Schwellpolsterrudiment).

Haarlänge: 150—250 $\mu$.

## VII. Anthemideae.

### Anthemidinae.

**57.** *Lasiospermum radiatum* Trev. (Schlechter 2694), Fig. 41a—e (Tafel LVII).

Achänien mit zahlreichen zottigen Wollhaaren dicht bekleidet. Diese Haare sind einfach, dickwandig, an ihrer Basis verbreitert und meist mehrzellig; die Querwände sind sehr schräg gestellt und nicht getüpfelt.

Gewöhnlich stehen die Haare einzeln zwischen erheblich größeren Epidermiszellen. Man findet jedoch auch solche, die paarweise nebeneinanderliegen und in der Gestalt ihres basalen Teiles erkennen lassen, daß sie beide aus einer einzigen Initialzelle hervorgegangen sind; sie sind indessen nur an ihrer Basis, innerhalb der Epidermis, verwachsen. Aus diesen abweichenden Fällen, die in ihrer Ausbildung sehr an gewisse Doppelhaartypen erinnern, ließe sich mit einiger Berechtigung der Schluß ziehen, daß es sich auch bei diesen einfachen Wollhaaren nur um, freilich sehr weitgehende, Modifikationen des Zwillingshaartypus (Verarmungsformen) handelt. Vergleiche die Reduktionsreihen vom vier- bis zum einzelligen Haar bei *Liatris spicata* (L.) Willd.!

**Chrysantheminae.**

**58.** *Waldheimia tridactylites* Kar. et Kir. (Regel, Turkestan: Kasanpaß).

Die Achänien sind bei dem untersuchten Material nicht, wie bei Engler-Prantl[7] gezeichnet, lang behaart, sondern weisen nur eine Anzahl von Drüsenköpfchen von dem üblichen zweizellreihigen Bau auf. Zwischen diesen finden sich ganz vereinzelt, gewöhnlich in der basalen und apikalen Zone des Perikarps, mehrzellige, oben abgerundete Zwillingshaare von verschiedener Größe, die, wie die gleichfalls nur noch vereinzelt vorhandenen Zwillingshaare von *Baccharis halimifolia* (s. 25), den Achänienhaaren von *Senecio umbrosus* (s. 67) gleichen, aber keine stärkeren Wandverdickungen aufweisen. In dem untersuchten Material waren an jedem Achänium etwa 2—6 Haare vorhanden, deren Länge stark wechselte.

**59.** *Cotula leptoloba* Mattf. (Brass 4737), Fig. 42a, b.

Am oberen Teil des Achäniums sitzen in geringer Anzahl einfache, zylindrische, oben abgerundete Haare von charakteristischem Bau. Sie bestehen aus 4—6 dünnwandigen, kurzen Zellen, deren unterste der Epidermis aufsitzt, und einer langgestreckten Endzelle, die bis auf ein schmales zentrales Lumen völlig von einer gelblichen Verdickungsmasse ausgefüllt ist. (cf. pag. 456!)

Haarlänge: 300—450 $\mu$.

**60.** *Soliva sessilis* R. P. (Parodi 6538).

Auf den Früchten der weiblichen Blüten, insbesondere auf den Flügeln, ist ein Teil der Epidermiszellen zu rundlichen Papillen oder längeren einzelligen, oben abgerundeten oder spitzen Haaren ausgewachsen. Zwillingshaare fehlen.

**61.** *Elachanthus pusillus* F. Muell. (Basedow, Südaustralien), Fig. 43a, b.

Achänien durch zahlreiche Zwillingshaare zottig, die an der Fruchtbasis besonders zahlreich sind.

Die Haarzellen besitzen kräftige, stark quellbare Wandverdickungen; ihre Mittelwand ist nicht getüpfelt. Die Haarspitzen spreizen auseinander.

Die Basalzelle a ist nach oben verlängert und besitzt ein Schwellpolster von mäßiger Stärke, neben dem sich ein schmales, am oberen Ende der Zelle erweitertes Lumendivertikel hinzieht.

Haarlänge: Beträchtlich, bis 2000 $\mu$, an der Fruchtbasis geringer.

## VIII. Senecioneae.

### Liabinae.

**62.** *Liabum Palmeri* A. Gray (Pringle 5387).

Achänien mit langen, zweispitzigen, mitunter aus mehr als vier Zellen bestehenden Zwillingstrichomen seidig behaart.

Die Haarzellen c und d sind nur wenig miteinander verwachsen, ihre Wände an der Verwachsungsstelle schwach getüpfelt. Die Wandverdickungen der Haarzellen sind in ihrem unteren Teil kräftig ausgebildet, dagegen weisen die Haarzellspitzen keinerlei Verdickungen auf.

In der Basalzelle a bemerkt man ein großes bräunliches Schwellpolster, neben dem im oberen Teil der Zelle gewöhnlich ein sehr schmales, schlitzförmiges Lumendivertikel erhalten bleibt. Die Basalzelle b ist recht häufig an ihrer Außenwand mit einer starken, gleichfalls braungefärbten Verdickung versehen.

Haarlänge: Wechselnd, bis 1000 $\mu$.

Zur Untersuchung lag völlig ausgereiftes Material nicht vor.

### Senecioninae.

**63.** *Homogyne silvestris* Cass. (Jabornegg, Kärnten).

Die von Heineck[11] für *Homogyne „silvatica"* beschriebenen Haare konnten an der Frucht nirgendwo gefunden werden. An dem untersuchten Material waren die Achänien völlig kahl.

**64.** *Arnica montana* L., Fig. 44a—e (Tafel LVI, LVII).

Achänien dicht kurzhaarig. Zwillingshaare und Drüsenköpfchen.

Die Zwillingshaare sind morphologisch sehr uneinheitlich, häufig aus mehr als vier Zellen zusammengesetzt, deren Wandverdickungen nur schwach sind. Ist eine Haarzelle durch eine Querwand nochmals geteilt, so kann die unterhalb der Querwand befindliche Zelle seitlich derselben ebenfalls spitz auswachsen, wodurch das Trichom dreispitzig wird.

Am reifen Achänium findet sich bei vielen Haaren im Inneren der Haarzellen, und zwar vornehmlich an ihrer Basis und in der Spitze, eine geringe Menge intensiv gelbgefärbter Substanz, die wasseraufnahmefähig ist und bei Wasserzusatz den gesamten Haarzelleninhalt gelb färbt.

b gleicht den Epidermiszellen oder ist häufig auch etwas kleiner. Die andere Basalzelle, a, weist nur sehr selten eine einseitig etwas stärkere Wandverdickung auf, die als rudimentäres Schwellpolster angesehen werden kann. Im übrigen gleicht sie den Epidermiszellen. — Derselbe Haartyp ist bei den Eupatorieen verbreitet.

Haarlänge wechselnd, bis 300 $\mu$.

Mitunter vereinzelt einfache, mehrzellige, spitze Trichome, die erheblich länger als die Zwillingshaare sind.

**65.** *Doronicum Pardalianches* L., Fig. 45a—c.

Früchte der Zungenblüten kahl; Epidermiszellen mit kurzen papillösen Fortsäzen.

Früchte der Scheibenblüten; Fruchtrippen stark mit spitzen Zwillingstrichomen behaart.

Die Haare sind morphologisch nicht einheitlich, insbesondere ist die Zahl ihrer Zellen verschieden; sie übersteigt sehr häufig die Vierzahl. Als gemeinsames morphologisches Merkmal der Zwillingshaare ist bei dieser Art jedoch die stets sehr verschiedene Länge der Haarhälften festzustellen: Die innere Haarhälfte überragt die äußere oft um ein Vielfaches ihrer Länge. Sämtliche Elemente des trichomatischen Zellkomplexes sind mit mäßigen Wandverdickungen versehen, ihre Innenwände getüpfelt.

a ist von wechselnder Länge und trägt an der Haarinnenseite ein relativ kleines, deutlich zweischichtiges Schwellpolster.

Haarlänge: Meist etwa 300 $\mu$.

Die an der Haarbildung nicht beteiligten Epidermiszellen setzen sich nach oben in kurze, abgestumpfte Papillen fort.

An die Epidermis schließen sich getüpfelte hypodermale Wasserverteilungsgewebe an.

**66.** *Senecio sagittatus* (Vahl.) DC., Fig. 46.

Auf den Längsrippen der Achänien finden sich in großer Zahl kurze, terminal abgerundete, keulenförmige Schleimhaare von Zwillingscharakter.

Die Haarzellen sind fast bis zur Spitze miteinander verwachsen; ihre Wände haben schwache Verdickungen. Der Inhalt dieser Zellen, die stets nur in Zweizahl vorhanden sind, besteht aus Schleim, der eine feine Spiralstreifung erkennen läßt. Bei Befeuchtung weichen a und b unter Verquellung der Mittellamelle an ihren Spitzen auseinander, wobei ihr Inhalt in Form zweier runder Pfröpfe austritt.

Die Basalzelle a ist von geringer Größe; ihre Radialwände sind mehr oder weniger nach dem Zellinneren hin konvex gewölbt. Der über die Epidermis-Oberfläche herausragende Teil weist in seinem Inneren ein Schwellpolster auf, neben dem ein ansehnliches gebogenes Lumen erhalten bleibt.

Haarlänge: Meist etwa 150 $\mu$.

**67.** *Senecio umbrosus* W. et K., Fig. 47a—c.

Zwischen den Längsrippen finden sich an Basis und Spitze des Achäniums in sehr geringer Zahl Zwillingshaare, die reduziert und morphologisch uneinheitlich ausgebildet sind.

Die Zahl der Haarzellen ist verschieden; sie kann über 10 betragen. Die Haarzellen haben verdickte Wände; die Verdickungsschichten sind mehr oder weniger quellungsfähig: Einige quellen sehr stark, während sie bei anderen Haarzellen (mitunter desselben Haares!) nur ganz geringe oder überhaupt keine Quellungsfähigkeit zeigen. Die Haarinnenwände sind stets reich getüpfelt. Häufig sind die Haare in sich beträchtlich gedreht.

Die Basalzelle a, häufig aber auch b, mitunter sogar auch die ersten von ihnen abgetrennten Haarzellen, können stärkere oder schwächere Wandverdickungen besitzen, die infolge einseitiger Ausbildung als rudimentäre Schwellpolster aufgefaßt werden müssen.

Ihrer morphologischen Vielfältigkeit entspricht die verschiedene Länge dieser Trichome; sie schwankt zwischen 40 und 200 $\mu$.

**68.** *Senecio vulgaris* L., Fig. 48a—c.

Feine terminal abgerundete, verschleimende Zwillingshaare in großer Zahl dem Perikarp aufsitzend.

Die Haarzellen sind erheblich länger und dünner als bei den vorbeschriebenen Arten; sie sind bis zu ihrer Spitze völlig miteinander verwachsen.

Der Vorgang ihres Verschleimens ist bereits mehrfach ausführlich untersucht und beschrieben worden; es sei hier nur berichtigend hinzugefügt, daß die Haarzellen a und b auch bei dieser Art durch Verquellung der Mittellamelle oben auseinanderweichen, wobei die beiden, innen fein spiralig gestreiften Schleimpfröpfe austreten. Ein „Öffnen der Haarzellen mit kreisrunden Löchern" habe ich dabei in keinem Falle beobachtet.

In der Basalzelle a bemerkt man ein Schwellpolster, das sie in ihrem oberen Teil ausfüllt.

Haarlänge: 150—180 $\mu$.

**69.** *Senecio viscosus* L., Fig. 49a, b.

Auf den Fruchtrippen finden sich in sehr geringer Zahl einzelne gewöhnlich verschleimende Zwillingshaare von ähnlichem Bau wie bei 68; sie sind indessen etwas kürzer und dicker. b ist nach oben beträchtlich verlängert.

Haarlänge: 50—120 $\mu$.

Die an der Zwillingshaarbildung nicht beteiligten Epidermiszellen sind an ihrem der Fruchtspitze zugewandten Ende zu kurzen, abgestumpften Papillen verlängert. Ihre Radialwände verlaufen schräg. Die Wandverdickungen dieser Zellen sind schwach.

**Othonninae.**

**70.** *Oligothrix gracilis* DC. (Drège 2732), Fig. 50.

Verschleimende Zwillingshaare dicht dem Perikarp aufsitzend.

Die Haare ähneln in ihrem physiologischen Verhalten denen gewisser *Senecio*-Arten; jedoch verquillt bei dieser Art die Mittellamelle nicht nur am oberen Ende des Haares, sondern vollkommen bis zu den Basalzellen herunter. Die von den (in geschlossenem Zustand) keulenförmigen Haaren produzierten Schleimmengen sind sehr beträchtlich.

Neben dem Schwellpolster ist in der Basalzelle a ein gebogenes, ziemlich breites Lumen vorhanden, das von dunkelbraunen Zellinhaltsbestandteilen ausgefüllt wird.

Haarlänge: 100—150 $\mu$.

## IX. Calenduleae.

**71.** *Calendula officinalis* L., Fig. 51a—d.

Die Achänien weisen in großer Zahl mannigfach gestaltete Trichomgebilde auf. Man findet, angefangen bei einfachen Papillen, alle morphologischen Zwischenstufen bis zu vielzelligen Zotten, deren untere Zellen starke Wandverdickungen aufweisen, während die oberen meist drüsigen Charakter haben.

Ähnliche Zotten finden sich auch an den übrigen Blüten- und vegetativen Teilen der Pflanze.

## X. Arctotideae.

### Arctotidinae.

**72.** *Arctotis stoechadifolia* Berg., Fig. 52a—g.

Jedes Achänium trägt an seiner Basis einen dichten Schopf langer Zwillingshaare, die es völlig einhüllen und z. T. an Länge noch übertreffen.

In ihrem unteren Teile sind die Haarzellen zylindrisch; sie sitzen den Basalzellen mit verschieden hoch inserierten, schrägen Wänden auf, die gegen die Haarmittelwand hin geneigt sind. Nach der Spitze zu sind c und d abgeflacht, so daß das Haar bandförmig wird. Beide Haarzellen sind terminal zugespitzt. Die Wandverdickungen sind gleichmäßig, von wechselnder Stärke, im unteren Teil des Haares intensiv braun gefärbt. Tüpfel sind nicht zu erkennen.

Die Basalzellen haben geringe, gleichmäßig gelagerte Wandverdickungen. Schwellpolsterrudimente sind in a nicht mehr zu erkennen. a sowohl wie b sind mehr oder weniger nach oben verlängert.

**73.** *Ursinia anthemoides* (L.) Benth. et Hook. fil.

Wie bei der vorbeschriebenen, sind auch bei dieser Art die Zwillingshaare nur an der Basis des Achäniums zu finden, wo sie in ringförmiger Anordnung einen Haarschopf bilden. Auch in morphologischer Hinsicht sind, wenigstens was die Haarbasis anbetrifft, Ähnlichkeiten mit *Arctotis stoechadifolia* vorhanden; doch ist bei *Ursinia* die Wand zwischen b und d nicht so stark geneigt, a ist gewöhnlich länger gestreckt, und schließlich sind die Haarinnenwände farblos und von Tüpfeln durchbrochen.

Die Außenwände der zugespitzten Haarzellen sind, wie schon von Loose [20] z. T. beschrieben und gezeichnet, an ihrer Außenperipherie mit regelmäßigen halbring- bis spangenförmigen Wandverdickungen versehen. Nach Loose verleiht dieser hochdifferenzierte Apparat dem Haar eine hygroskopische Beweglichkeit.

Haarlänge: Wie das ganze Achänium, z. T. etwas kürzer.

## XI. Cynareae.

### Echinopsidinae.

**74.** *Echinops Ritro* L., Fig. 53a—d.

Dem Perikarp sitzen in großer Zahl vielzellige Zotten auf, die morphologisch den Pappusborsten zahlreicher Kompositen ähnlich sind, sowie den „pappusähnlichen Haaren“ auf den vegetativen Teilen vieler Hieracien (cf. Rauter [25], Solereder [31]). Sie treten in verschiedener Größe auf, haben aber stets, wie die Zwillingshaare, nur zwei Basalzellen, die sich von den übrigen Epidermiszellen nur durch ihre etwas stärkeren Wandverdickungen unterscheiden.

Die kleineren, aus weniger Zellen bestehenden und nur einige Hundert $\mu$ langen Zotten, die wir auf dem Perikarp neben solchen sehen, die ganz

erheblich größer werden (bis 5 mm), zeigen dagegen eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit den mehr als vierzelligen Zwillingshaaren anderer Compositen.

**Carlininae.**

**75.** *Xeranthemum inapertum* Mill., Fig. 55a—e.

Perikarp mit zahlreichen, sehr langen und feinen zweispitzigen Zwillingshaaren dicht bedeckt.

Die Außenwände der Haarzellen sind stark verdickt, die gemeinsame, meist spärlich getüpfelte Mittelwand dagegen nur wenig. Im Lumen finden sich oft körnige Plasmareste. Die Haarzellen sind zugespitzt.

Bemerkenswert ist die schräg nach außen geneigte Stellung der Insertionswand von c auf a. Die letztere Zelle ist am reifen Achänium nach unten hin sehr stark ausgewölbt (ähnlich wie b bei *Felicia amelloides*, s. 20); der ausgebauchte Teil der Zelle greift seitlich unter b und die das Haar umgebenden Epidermiszellen. Auch nach oben ist a verlängert und weist ein farbloses Schwellpolster auf, das mit den Radialwänden der angrenzenden Epidermiszellen total verwachsen ist. Neben dem Schwellpolster bleibt ein schlitzförmiges Lumen erhalten, das sich direkt unterhalb der a und c gemeinsamen Wand beträchtlich erweitert.

Haarlänge: Meist 350—500 $\mu$.

Unter der Epidermis ist zwischen den Fruchtrippen lockeres, schwammiges Parenchym vorhanden, dessen Zellen mit schwach behöften Tüpfeln versehen sind (Wasserverteilungsgewebe). Auf den Fruchtrippen ist dieses Gewebe nur einschichtig.

**76.** *Xeranthemum annuum* L., Fig. 54a—d.

Bei dieser Art liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei 75.

Die Haarzellen weisen starke Wandverdickungen auf; jedoch ist hier auch die Haarmittelwand kräftig verdickt; Tüpfel konnten nur in wenigen Fällen und selbst dann nur in der Haarbasis wahrgenommen werden.

Die Basalzelle a ist ebenfalls nach unten ausgewölbt, meist jedoch nicht so stark wie bei *X. inapertum*.

Direkt unter der Epidermis findet sich ein hochdifferenziertes Wasserverteilungsgewebe in Gestalt langgestreckter Zellen mit spiraligen Wandverdickungen.

**77.** *Carlina acaulis* L., Fig. 56a—h.

Achänien sehr dicht mit braungefärbten angedrückten Zwillingshaaren besetzt, die sich sehr stark nach oben verjüngen und mit zwei kleinen Spitzen endigen.

a, c und d sind mit starken Wandverdickungen versehen. Die Haarzelle c ist an ihrer Basis verbreitert, ebenso ihr Lumen. d ist von ihrer Insertionsstelle auf b bis in Höhe der Insersitionsstelle von c scheinbar stark zusammengedrückt; ihr Durchmesser beträgt dort nur etwa ein Viertel desjenigen von a; ein Lumen ist kaum zu erkennen. Nach oben hin erreicht d dieselbe Breite wie c. In beiden Haarzellen ist das Lumen sehr eng, häufig mit körnigen Plasmaresten angefüllt. c und d sind in

ihrem unteren Teil durch enge Tüpfel verbunden und weisen an der Haarbasis auch deutlich sichtbare, nach außen gehende Poren auf, die der beschleunigten Wasseraufnahme dienen dürften.

Die Basalzelle a ist stets mindestens doppelt so hoch wie die sie umgebenden Epidermiszellen, und auch stets von sehr beträchtlicher Breite. Sie beginnt mit der Bildung von Verdickungsschichten erst zu dem Zeitpunkt, wo dieselben bei c und d bereits fast völlig ausgebildet sind. Zuerst wird an der dem Achänium zugewandten Seite von a primäre Verdickungssubstanz aufgelagert, dann auch an den anderen Wänden. Die primäre Schicht bleibt aber stets gering und wird im Laufe der weiteren Entwicklung durch eine sekundäre Verdickungsmasse ersetzt, die die Zelle völlig ausfüllt oder mitunter noch ein ganz geringes zentrales Lumen frei läßt, das dann gewöhnlich von körnigen Plasmaresten erfüllt ist. In diese sekundäre Verdickungsschicht von a ist, wie schon Schenk[27] bemerkt, tiefdunkelgelber bis bräunlicher Farbstoff eingelagert, der bei längerem Quellen in Wasser dieses gelblich färbt. Im Haarquerschnitt sind die verschiedenen Schichten der Verdickung deutlich als das Lumen umgebende konzentrische Ringe zu erkennen; die äußersten, sowie häufig auch die inneren färben sich mit Safranin besonders intensiv.

Haarlänge: Bis 2000 $\mu$.

Haardurchmesser an der Basis: 30 $\mu$; unterhalb der Spitze: 16 $\mu$.

**Carduinae.**

**78.** *Staehelina apiculata* DC. (Schweinfurth 862).

Dem Perikarp sitzen in gleichmäßiger Verteilung zahlreiche lange Zwillingshaare auf.

Die Haarzellen sind zugespitzt und haben mäßige Wandverdickungen; die Haarmittelwand ist an der Basis des Haarschaftes von zahlreichen langen, schlitzförmigen Tüpfeln durchbrochen, oben dagegen nur spärlich getüpfelt.

In der Basalzelle a findet sich ein großes, farbloses Schwellpolster.

Haarlänge: Bis 2000 $\mu$. —

*S. apiculata* und *S. fruticosa* L. haben als einzige Arten dieser Tribus Zwillingshaare; bei allen anderen Arten sind die Früchte kahl.

**Centaureinae.**

In dieser Tribus kommen niemals Zwillingshaare vor; die Achänien sind entweder kahl, oder das Perikarp weist nur einfache Trichome auf. Über letztere cf. Briquet[2], Vrgoč[33].

## XII. Mutisieae.

**Gochnatinae.**

**79.** *Chuquiragua Sprengeliana* Baker (Glaziou 14943).

Die Achänien sind zottig durch den Besitz einer großen Anzahl einfacher spitzer Haare, die aus 3 Zellen bestehen, nämlich einer Epidermiszelle, der sie aufsitzen, einer kurzen Fuß- und einer langen Haarzelle, die sehr starke, bräunlich gefärbte Wandverdickungen aufweist.

**Mutisinae.**

**80.** *Gerbera Kunzeana* A. Br. et Aschers., Fig. 57a—f (Tafel LIX, LX).

Auf dem Perikarp finden sich Zwillingshaare in größerer Anzahl.

Die Haarzellen enden mit kurzen oder (häufig nur eine von ihnen) langausgezogenen Spitzen. Die Wandverdickungen dieser Zellen sind extrem stark, so daß das Lumen meist nur noch als feiner Strich zu erkennen ist; die Verdickung gliedert sich in eine äußere Primärschicht, die sich mit Safranin gleich intensiv wie die starke, wellig gelagerte Cuticula der Epidermiszellen färbt, und eine umfangreichere innere, sekundäre, die den Farbstoff erheblich stärker adsorbiert. Nicht selten ist die Insertionswand auch der Haarzelle c schräg nach der Haarmittelwand hin geneigt.

Die Basalzelle a, sehr häufig auch b, hebt sich durch ihre geringere Größe und stärkere, mehr oder weniger gleichmäßig verteilte gefärbte Wandverdickung deutlich von den langgestreckten Epidermiszellen ab; ein Schwellpolsterrudiment läßt sich zuweilen noch erkennen. Besonders stark ist die Verdickung der a und b gemeinsamen Wand. Die Haarzellen ragen nicht über die Epidermis empor.

Haarlänge: Meist 150—250 $\mu$.

**Nassauvinae.**

**81.** *Perezia multiflora* Less., Fig. 58a—g.

Achänien zottig, sehr dicht mit zweispitzigen Zwillingshaaren bedeckt.

Die Haarzellen sind zugespitzt; ihre freien Enden verjüngen sich nach oben und spreizen meist gabelförmig gebogen auseinander. Die Wandverdickungen sind bei diesen Zellen (wieder mit Ausnahme der Haarmittelwand) kräftig und intensiv braungefärbt; nach innen schließen sich quellungsfähige Zellinhaltsbestandteile an. — Die Insertionswände der Haarzellen sind beide nach der Haarmittelwand hin geneigt und treffen sich in spitzem Winkel.

Beide Basalzellen haben, namentlich an ihrer Außenwand, kräftige gleichmäßige Verdickungen; sie sind, ebenso wie die angrenzenden Epidermiszellen, am reifen Achänium vergrößert und nach oben ausgewölbt, wodurch sich die Epidermis an diesen Stellen unter Bildung eines Interzellularraums von der ersten hypodermalen Schicht abhebt; das Haar steht somit gleichsam auf einem Sockel. Besonders stark ist die Zellwand-Verdickung und -Auswölbung bei der Basalzelle a.

Haarlänge: Verschieden; häufig 800—900 $\mu$.

## b) Liguliflorae.

### XIII. Cichorieae.

**Cichorinae.**

**82.** *Catananche coerulea* L., Fig. 59a—d.

Perikarp dicht mit kurz zweispitzigen Zwillingstrichomen behaart.

Die Haarzellen c und d sind fast völlig von Verdickungssubstanz ausgefüllt; ihre Lumina sind sehr eng und gehen bis in die äußersten

Spitzen der Haare. Die Verdickung der peripheren Haarzellwände ist stark, die der Haarmittelwand erheblich geringer. Nach der Haarspitze hin scheint die Quellungsfähigkeit der Wände zuzunehmen.

Die Basalzelle a hat ein großes Schwellpolster, das mit der Radialwand der angrenzenden Epidermiszelle bis zu ihrer Basis verwachsen ist. Nach unten ist a, ähnlich wie bei *Xeranthemum* (s. 75, 76), stark ausgewölbt und grenzt an ein gut differenziertes Wasserverteilungsgewebe.

Bei zahlreichen Haaren finden sich vom Lumen der Haarzellen nach außen gehende Wandporen.

Haarlänge: 250—400 $\mu$.

**83.** *Atrichoseris platyphylla* A. Gray (Hall 6033), Fig. 60.

Auf dem Perikarp finden sich bei dieser Art eigentümliche einzellige Köpfchenhaare. Sie bestehen aus einem Basalteil in Form einer kleinen Epidermiszelle, der sich in einen zylindrischen, terminal kugelig erweiterten Stiel verjüngt. In dem runden Haarende bemerkt man eine unregelmäßige, ringförmige Verdickung; auch der Stiel ist von dem Basalteil der Zelle durch einen Verdickungsring abgegliedert.

Unter der Epidermis ist ein aus zahlreichen langgestreckten, mit spangenförmigen Wandverdickungen versehenen Zellen bestehendes Wasserverteilungs- oder Luftgewebe vorhanden.

**84.** *Aposeris foetida* (L.) Cass., Fig. 61.

Die meisten Epidermiszellen sind an ihrem oberen, d. h. dem der Fruchtspitze zugekehrten, Ende kürzer oder länger trichomatisch ausgewachsen. Die haarartigen Papillen sind in demselben Maße gleichmäßig verdickt wie die Innenwände der Epidermiszellen; anscheinend sind sie nach allen Seiten hin beweglich.

**85.** *Koelpinia linearis* Pall. (Bretzl, Algerien), Fig. 68a—c.

Die Epidermiszellen weisen an dem der Fruchtspitze zugekehrten Ende trichomatische Auswüchse auf. Diese haben auf den dornigen Emergenzen der Frucht die Gestalt von nach dem Achänium zurückgebogenen Widerhaken, deren Spitze mehr oder weniger kopfig angeschwollen ist. Bei den Epidermiszellen zwischen den Emergenzen ist diese terminale Vergrößerung ihres trichomatischen Teils stärker, es kommen Haargebilde zustande, die z. T. denen von *Atrichoseris platyphylla* (s. 83) sehr ähnlich sind, sich von ihnen aber durch die Gleichmäßigkeit ihrer Wandverdickungen unterscheiden.

**86.** *Rhagadiolus stellatus* Willd., Fig. 62a, b.

Die Früchte der Randblüten des wenigblütigen Köpfchens sind von den verhärteten Hüllblättern eingeschlossen; sie sind völlig kahl. Die meisten Epidermiszellen des Achäniums der Mittelblüte, das dieses Schutzes entbehrt, sind zu längeren oder kürzeren, gleichmäßig verdickten Papillen ausgezogen.

**87.** *Garhardiolus Hedypnois* Jaub. et Spach (Fomin-Woronoff 225), Fig. 71a, b.

Die Epidermiszellen haben zum großen Teil mehr oder weniger starke papillöse Ausstülpungen, die sich terminal meist beträchtlich verbreitern. Diese kurzen Haargebilde sind von einer gekörnten Cuticula überzogen; ihre Wände sind gleichmäßig verdickt.

**Leontodontinae.**

**88.** *Anisocoma acaulis* A. Gray (Hall-Chandler 7243), Fig. 70a, b.

An ihrem der Achänienspitze zugewandten Ende sind die Epidermiszellen zu außerordentlich feinen, etwa 500 $\mu$ langen und nur sehr wenige $\mu$ breiten, zugespitzten Haaren ausgewachsen, die, wie die Zwillingshaare der Tubuliflorен, in einem spitzen Winkel schräg vom Perikarp abstehen. Der Haarschaft wird niemals von der Zellbasis durch eine Wand abgegliedert, das Haar bleibt vielmehr stets einzellig. Seine Wände sind sehr stark verdickt; der Durchmesser des Haarschaftes ist in der Mitte am größten.

**89.** *Picris echioides* L., Fig. 63a—e (Tafel LXI, LXII).

Bei dieser Art liegen die langgestreckten Epidermiszellen gruppenweise in der Anordnung nebeneinander, daß sich ihre Querwände ineinander fortsetzen. An dem der Fruchtspitze zugewandten Zellende verlängern sich die Epidermiszellen in verdickte Papillen, die am oberen Teil der Frucht lang und spitz sind, jedoch gegen die Fruchtbasis hin kürzer und stumpfer werden, wobei ihre Verdickungen an Stärke zunehmen.

Die in der beschriebenen Weise nebeneinanderliegenden Gruppen derartig differenzierter Zellen bilden also kürzere oder breitere, gefranste schuppenartige Gebilde, die am oberen Teil der Frucht, wo sie länger sind, von den unterhalb der Papillen vergrößerten Zellen der ersten hypodermalen Schicht emporgehoben werden. Die letzteren haben zahlreiche große, runde Tüpfel und bilden ein kontinuierliches Wasserverteilungsgewebe.

**90.** *Scorzonera nervosa* Trev. (Kotschy 313).

Die Epidermiszellen haben an ihrem oberen Ende, ähnlich wie bei *Anisocoma acaulis* (s. 88), lange trichomatische Fortsätze, die aber nicht starr sind, sondern als bandartig abgeflachte, biegsame Wollhaare die Frucht umhüllen.

**Crepidinae.**

**91.** *Taraxacum officinale* Web., Fig. 69a—c.

Die Epidermiszellen sind kurz und verlängern sich an ihrem der Achänienspitze zugewandten Ende in kurze, leicht gebogene, kräftig verdickte spitze Fortsätze („Haken"). Die oberste subepidermale Schicht ist wieder als an runden Wandtüpfeln reiches Wasserverteilungsgewebe ausdifferenziert und bildet auch die kleinen Perikarphöcker auf der oberen Fruchthälfte.

**92.** *Sonchus asper* All., Fig. 64a—c.

An ihrem oberen Ende haben die gestreckten Epidermiszellen, wie bei den vorbeschriebenen Arten, papillöse Fortsätze, die aber rückwärts nach der Fruchtbasis hin umgebogen sind. Die Wandverdickungen sind

in der ganzen Zelle gleichmäßig; die Papillen schrumpfen bei Wasserentzug (Mikrotomschnitte) deutlich zusammen, was ihrem normalen Verhalten an der ausgereiften trockenen Frucht zu entsprechen scheint.

Unter der Epidermis findet sich ein sehr stark getüpfeltes Wasserverteilungsgewebe.

**93.** *Crepis virens* L., Fig. 66a—d.

Die kurzen Epidermiszellen haben stumpfe papillöse Fortsätze, die mäßige Wandverdickungen aufweisen; von letzteren abgesehen, gleichen diese Zellen denen von *Senecio viscosus* (s. 69).

**94.** *Crepis rubra* L., Fig. 65a—f.

Bei vielen der langgestreckten Epidermiszellen wächst ihre obere Hälfte zu einem verdickten „Haken" aus, der oft noch feine Höcker auf seiner Cuticula besitzt. Dadurch, daß stets die nebeneinanderliegenden Haken einer Gruppe von 3 bis mehreren Epidermiszellen untereinander fest verwachsen, entstehen dicke Schuppen.

Diese Zellspitzen sind an der Basis des Achäniums am kürzesten; auf dem „Schnabel" des Achäniums, dicht unterhalb des Pappus, erreichen sie ihre größte Länge.

**95.** *Hieracium umbellatum* L., Fig. 67.

Die Epidermiszellen sind langgestreckt und an dem der Fruchtspitze zugewandten Ende in sehr kleine, gleichmäßig schwach verdickte, stumpfliche Papillen verlängert. —

---

Die vorliegende Arbeit wurde am Botanischen Museum zu Berlin-Dahlem ausgeführt. Für die Überlassung eines Arbeitsplatzes in diesem Institut, für die Erlaubnis zur Benutzung des Generalherbars und der Bibliothek, sowie für die Genehmigung zur Entnahme von Untersuchungsmaterial aus dem Botanischen Garten zu Berlin-Dahlem spreche ich Herrn Generaldirektor Prof. Dr. L. Diels meinen ergebensten Dank aus.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. Pilger, auf dessen Anregung die vorliegende Arbeit entstand, bin ich für sein stetes Interesse und die mannigfachen Anregungen zu aufrichtigstem Dank verpflichtet. Ebenso danke ich dem Kustos am Botanischen Museum, Herrn Prof. Dr. J. Mattfeld, für die verständnisvolle Förderung meiner Untersuchungen sowie seine stete Liebenswürdigkeit und Hilfsbereitschaft.

Des weiteren sei den Herren Dr. G. M. Schulze und A. Lang auch an dieser Stelle gedankt für verschiedene wertvolle Hinweise, die mir bei der Durchführung der Arbeit von Nutzen waren. —

## Literaturverzeichnis.


1. Briquet, J.: L'appareil agrippeur du fruit dans les espèces du genre *Bidens*. — Arch. sc. phys. et nat. Genève, 42, 1916.
2. Ders.: Carpologie du genre *Crupina*. — Candollea, 4, 1930.
3. Ders.: Sur la morphologie et biologie de la fleur et du fruit du *Diaperia prolifera* Benth. — Compte rendu séances soc. de phys. et d'hist. nat. Genève, 35/3, 1918.
4. Ders.: Les nacelles paléales, l'organisation de la fleur et du fruit dans le *Filago gallica* L. — Arch. sc. phys. et nat. Genève, 44, 1917.
5. Ders.: Quelques points de l'organisation des Elichryses stoechadinés. — Ibid., 43, 1917.
6. Decaisne, J.: Sur la structure des poils qui couvrent le péricarpe de certaines Composées. — Ann. sc. nat., 2. Ser., 12, 1839.
7. Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien, IV 5. Leipzig 1894.
8. Hanausek, T. F.: Beiträge zur Kenntnis der Trichombildungen am Perikarp der Kompositen. — Österr. bot. Ztschr. 1910.
9. Ders.: Zur Entwicklungsgeschichte des Perikarps von *Helianthus annuus* L. — Ber. D. Bot. Ges., 20, 1902.
10. Ders.: Über die Perikarphöcker von *Dahlia variabilis* (W.) Desf. — Ibid., 28, 1910.
11. Heineck, O.: Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Fruchtschale der Kompositen. Diss. Gießen. — Leipzig 1890.
12. Hildebrand, F.: Über die Verbreitungsmittel der Kompositenfrüchte. — Bot. Ztg., 30, 1872.
13. Höck, F.: Calyceraceae. — Engler-Prantl, Die nat. Pfl.-Fam. (cf. 7).
14. Hoffmann, O.: Compositae. — Ibid.
15. John, A.: Beiträge zur Kenntnis der Ablösungseinrichtungen der Compositenfrüchte. — Beih. Bot. Centralbl., 38, 1921.
16. Kerckhoff, C.: Beiträge zur Kenntnis von *Carlina acaulis* und *Atractylis gummifera*. — Diss. München 1896.
17. Klebs, G.: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. — Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, Vol. I.
18. Kraus, G.: Über den Bau trockener Pericarpien. — Diss. Leipzig 1866.
19. Küster, E.: Die Pflanzenzelle. — Jena 1935.
20. Loose, R.: Die Bedeutung der Frucht- und Samenschale der Compositen für den ruhenden und keimenden Samen. — Diss. Berlin 1891.
21. Mohl, H. v.: Einige Bemerkungen über den Bau der vegetabilischen Zelle. — Bot. Ztg., 1844.
22. Murbeck, S.: Beiträge zur Biologie der Wüstenpflanzen. — Lunds Univers. Arsskr. Avd. 2, Vol. 15/10, 1919.
23. Netolitzky, F.: Die Pflanzenhaare. — Linsbauer, Handb. d. Pfl.-Anat. Berlin 1932.
24. Nobbe, F.: Handbuch der Samenkunde. — Berlin 1876.

25. Rauter, J.: Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. — Denkschr. Akad. Wien, 31/2, 1872.
26. Sandt, W.: Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. — Flora 114, 1921.
27. Schenk: Zur Kenntnis des Baues der Früchte der Compositen und Labiaten. — Bot. Ztg., 35, 1877.
28. Schinz, H.: Beiträge zur Kenntnis der afrikanischen Flora. — Bull. Herb. Boiss., 6, 1898.
29. Schwarz, F.: Metachromatische Färbungen pflanzlicher Zellwände durch substantive Farbstoffe. — Ber. D. Bot. Ges. 42, 1924.
30. Schwere, S.: Zur Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Taraxacum officinale* Web. — Flora 82, 1896.
31. Solereder, H.: Systematische Anatomie der Dicotyledonen. — 1899; Ergänzungs-Band 1908.
32. Tschirch, A.: Handbuch der Pharmakognosie, 1. Aufl.
33. Vrgoč, A.: Die Trennungsgewebe einiger offizineller und nichtoffizineller Compositenblüten. — Ber. D. Pharm. Ges., 32, 1922.

## Erklärung der Tafeln.

(Anmerkung: Die Zeichnungen mußten aus praktischen Gründen stark verkleinert und auf möglichst geringen Raum zusammengedrängt werden. Infolge dieser notwendigen Maßnahme hat es sich leider nicht vermeiden lassen, daß in einzelnen Fällen die zu je einer beschriebenen Art gehörigen Zeichnungsgruppen nicht in der beabsichtigten Reihenfolge, sondern nur an entferntere Stellen auf einer oder gar zwei Tafeln placiert werden konnten, worunter die Übersichtlichkeit der Anordnung zwangsläufig leiden mußte.)

Um Wiederholungen zu vermeiden, bediene ich mich folgender Abkürzungen:

R = Reifestadium,
Nb = Nachblütestadium (junger Fruchtknoten),
L = Längsschnitt(e),
Q = Querschnitt(e),
Hs = Haarspitze,
Hb = Haarbasis.

Die eingeklammerte Zahl gibt den Vergrößerungsmaßstab an.

### Tafel XLIX.

Figur **1**: *Vernonia noveboracensis* Willd. **a**–**c**: L, Nb, (650).
„ **2**: *Corymbium glabrum* Thbg. **a**: L durch den Basalteil eines Haares an der Achänienmitte; **b**: L durch den Basalteil eines Haares an der Achänienbasis; **c**: L durch Hs. — Sämtlich Nb, (415).
„ **3**: *Decachaeta Haenkeana* DC. **a**, **b**: L, R, (415).
„ **4**: *Ageratum conyzoides* L. var. *mexicanum* Sweet **a**, **c**: L, R, (650); **b**: L, R, (500).
„ **5**: *Eupatorium cannabinum* L. **a**, **b**: Drüsenköpfchen, L, R, (415); **c**, **d**: Zwillingshaare, L, R, (415).
„ **6**: *Mikania scandens* Willd. **a**, **b**: L, R, (415).
„ **7**: *Liatris spicata* (L.) Willd. **a**, **b**: L, R, (415).

## Tafel L.

Figur **7**: *Liatris spicata* (L.) Willd. **c**—**i**: L, R, (415).
„ **8**: *Chrysopsis villosa* Nutt. **a**, **b**: L durch abnorme Haare mit Verdickung der Basalzelle b; **c**—**e**: L durch Hs und Hb. — Sämtlich R, (415).
„ **9**: *Solidago ohioensis* Ridds. L, R, (650).
„ **10**: *Ceruana pratensis* Forsk. **a**, **e**: Hs; **b**, **c**: Hb nach Wasserentzug; **d**, **f**: Haare nach Befeuchtung. — Sämtlich L, R, (415).
„ **11**: *Aphanostephus ramosissimus* DC. L, R, (650).
„ **12**: *Charieis heterophylla* Cass. **a**—**c**: Q, Nb; **d**: L, Nb; **e**: Q, R; **f**, **g**: L durch Hb und Hs, R. — Sämtlich (415).

## Tafel LI.

„ **12**: *Charieis heterophylla* Cass. **h**: Q durch Hb, R, (415).
„ **13**: *Aster caucasicus* DC. **a**: L durch Hb und Drüsenköpfchen, Nb; **b**: Q-Serie, Nb; **c**, **d**, **f**: L durch Hb und Hs, R; **e**: Q, R. — Sämtlich (415).
„ **14**: *Felicia amelloides* (L.) Schlecht. **a**—**c**: L; **d**, **e**: Achänienepidermis in Aufsicht. Die Außenwände der Basalzellen sind schraffiert, a dunkel, b heller. Die hellpunktierten Ringe sind die Wände der subepidermalen Ausbauchungen der Basalzelle b und ihrer Nachbarzellen. — Sämtlich R, (275).
„ **15**: *Felicia tenella* (L.) Nees **a**: L durch Hb, Nb, (650); **b**: L, R, (650).
„ **16**: *Townsendia Fendleri* A. Gray **a**, **b**: L durch Hb und Hs, R, (415).
„ **17**: *Conyza ambigua* L. **a**—**c**: L durch Hb und Hs, R, (650).
„ **18**: *Pechuel-Loeschea Leubnitziae* (O. Ktze.) O. Hoffm. **a**, **b**: L durch Hb und Hs, R, (650).
„ **19**: *Blepharispermum brachycarphum* Mattf. **a**: L, R, (290).

## Tafel LII.

„ **19**: *Blepharispermum brachycarphum* Mattf. **b**, **c**: L, R, (165); **d**: Q, R, (290).
„ **20**: *Leontopodium alpinum* Cass. **a**, **b**: L, R, (650); **b** zeigt ein Haar mit abnormer Verdickungsschicht in der Basalzelle b; **c**: L, Nb, (415). — Schraffiert: Kompakte Verdickungssubstanz; punktiert: Schleimiger Haarzelleninhalt.
„ **21**: *Anaphalis triplinervis* (Sims.) Clarke **a**, **b**: L, R, (650).
„ **22**: *Gnaphalium breviscapum* Mattf. **a**, **b**: L, R, (650).
„ **23**: *Helichrysum roseum* (Hook.) Benth. **a**—**c**: L durch Hb, R, (415); **d**—**i**: Hs, gequollen, (415); **k**: Q, R, (650).
„ **24**: *Phacellothrix cladochaeta* F. Muell. **a**: L durch Zwillings-Schleimpapille; **b**: Aufsicht auf die Basalwand, **c**: auf die Außenwand derselben. — R, (415).

## Tafel LIII.

„ **25**: *Inula Conyza* DC. **a**: L durch die Hb; **b**: L durch Epidermiszellen mit den schräg darinliegenden Kristallen von oxalsaurem Kalk; **c**: L durch die Hs; sämtlich R, (650).
„ **26**: *Odontospermum maritimum* DC. **a**, **b**: L durch Hb bzw. Hs, R, (650).
„ **27**: *Lindheimera texana* A. Gray et Engelm. **a**: L, R, (190); **b**—**c**: L, R, (415).
„ **28**: *Sanvitalia procumbens* Lam. **a**—**c**: L, Nb, Haare von der Fruchtbasis, (450); **d**: L, R, (415).

## Tafel LIV.

Figur 28: *Sanvitalia procumbens* Lam. **e**: R, L durch die Hb, (415); **f**: R, L durch Fruchtemergenz mit daraufsitzendem Haar, (225); **g**, **h**: Subepidermale Holzzellen aus der Fruchtemergenz, L, R, (300); **i**, **k**: L durch Hs, R, (415).

„ 29: *Helianthus annuus* L. **a**–**d**: L durch Hb bzw. Hs, R; **e**: Zellwand aus dem subepidermalen Wasserverteilungsgewebe; **f**: Aufsicht auf die Epidermis mit einem angedrückten Zwillingshaar, R. — Sämtlich (450).

„ 30: *Spilanthes oleracea* Jacq. **a**–**c**: L, Nb; **d**: L, R. — Sämtlich (415).

„ 31: *Bidens leucanthus* (L.) Willd. **f**, **g**: L, Nb, (290).

## Tafel LV.

„ 31: *Bidens leucanthus* (L.) Willd. **a**: L, R, (450); **b**: L, R, (290); **c**: L, R, (190); **d**: L, R, (830); **e**: L durch Fruchtrippe mit Emergenzen und daraufsitzenden Haaren, R, (165).

„ 32: *Galinsoga quadriradiata* R. et P. **a**, **b**: L durch Hb, R, (650); **c**: L durch Hs, R, (650).

„ 33: *Tridax trilobata* (Cav.) Hemsl. **a**, **b**, **d**, **e**: L durch Hb bzw. Hs, R, (415); **c**: Aufsicht auf die Basalzellen.

„ 34: *Layia glandulosa* H. A. **a**, **b**: L, R, (650).

## Tafel LVI.

„ 35: *Jaumea Chevalieri* O. Hoffm. **a**–**c**: L, R, (415).

„ 36: *Baileya multiradiata* Harv. et Gr. **a**, **b**: L, R, (650).

„ 37: *Schkuhria abrotanoides* Roth. **a**–**c**: L, R, (650); **b**: Haar mit abnormer Verdickung der Basalzelle b.

„ 38: *Gaillardia amblyodon* F. Gay **a**–**c**: L, R, (415).

„ 39: *Tagetes erecta* L. **a**–**e**: L, R, (650).

„ 40: *Tagetes patula* L. **a**–**c**: L, R, (415).

„ 42: *Cotula leptoloba* Mattf. **a**: L, R, (190); **b**: L, Nb, (300).

„ 43: *Elachanthus pusillus* F. Muell. **a**, **b**: L, R, (415).

„ 44: *Arnica montana* L. **a**: L, R, (290); **b**: Q, R, (290).

## Tafel LVII.

„ 44: *Arnica montana* L. **c**–**e**: L, R, (290).

„ 41: *Lasiospermum radiatum* Trev. **a**, **d**, **e**: L, R; **b**: Q durch die Basis zweier unten verwachsener Haare; **c**: durch die Basis eines einzelnen Haares. — Sämtlich (650).

„ 45: *Doronicum Pardalianches* L. **a**–**c**: L, R, (415).

„ 46: *Senecio sagittatus* (Vahl.) DC. L, R, (450).

„ 47: *Senecio umbrosus* W. et K. **a**–**e**: L, R, (290).

## Tafel LVIII.

„ 48: *Senecio vulgaris* L. **a**: Intaktes Haar; **b**: angeschnittenes Haar, verschleimend; **c**: verschleimende Hs. — Sämtlich L, R, (415).

„ 49: *Senecio viscosus* L. **a**: L; **b**: Aufsicht auf die Epidermis. — R, (415).

„ 50: *Oligothrix gracilis* DC. Verschleimendes Fruchthaar; L, R, (415).

„ 51: *Calendula officinalis* L. **a**, **d**: (290); **b**, **c**: (415). — L, R.

„ 52: *Arctotis stoechadifolia* Berg. **a**, **b**: Nb; **c**–**g**: R. — Sämtlich L, (415).

## Tafel LIX.

Figur **53**: *Echinops Ritro* L. **a**, **b**: L durch Basis kleinerer Zotten, Nb, (290); **c**, **d**: L durch Spitze und Basis einer größeren Zotte, R, (415).

„ **54**: *Xeranthemum annuum* L. **a**: Hb; **b**–**d**: Hs. — Sämtlich L, R, (650).

„ **55**: *Xeranthemum inapertum* Mill. **a**, **b**: L durch Hb; **c**: Epidermis mit Zwillingshaar in der Aufsicht; **d**, **e**: L durch Hs. — Sämtlich R, (650).

„ **56**: *Carlina acaulis* L. **a**–**c**: L durch Hb, Nb bis R, (375); **d**–**f**: L durch Hs, Nb und R, (650); **g**: Q durch Hb, R, (650); **h**: Q durch Haar unterhalb der Hs, R, (650).

„ **57**: *Gerbera Kunzeana* A. Br. et Aschers. **a**, **b**: L, R, (415).

## Tafel LX.

„ **57**: *Gerbera Kunzeana* A. Br. et Aschers. **c**: Hb; **d**–**f**: Hs. — Sämtlich L, R, (415).

„ **58**: *Perezia multiflora* Less. **a**: Hb, Nb; **b**, **c**: Hb, R; **d**–**f**: Hs, Nb bis R; **g**: Haarbasalzellen und Epidermis in der Aufsicht, R. — Sämtlich (415).

„ **59**: *Catananche coerulea* L. **a**, **b**: Hb, (415); **c**: Hs, (650); **d**: (415). — Sämtlich L, R.

„ **60**: *Atrichoseris platyphylla* A. Gray L, R, (415).

„ **61**: *Aposeris foetida* (L.) Cass. L, R, (415).

„ **62**: *Rhagadiolus stellatus* Willd. Achänium der Mittelblüte; **a**, **b**: L, R, (190)

## Tafel LXI.

„ **63**: *Picris echioides* L. Aufsicht auf die Epidermis mit Hakenzellen an der **a**: Achänienspitze, **b**: Achänienmitte, **c**: Achänienbasis. — Sämtlich R, (415). Vgl. auch Figur 63d, e auf Tafel LXII.

„ **64**: *Sonchus asper* L. **a**–**c**: Nb bis R. — Sämtlich L, (450).

„ **65**: *Crepis rubra* L. **a**, **b**: L, (190); **c**, **d**: L, (415); **e**, **f**: Aufsicht auf die Epidermis, (415). — Sämtlich R.

„ **66**: *Crepis vireus* L. **a**–**c**: L, (650); **d**: Aufsicht, (415). — Sämtlich R.

„ **67**: *Hieracium umbellatum* L. Aufsicht, R, (415).

## Tafel LXII.

„ **63**: *Picris echioides* L. **d**, **e**: L, R, (280).

„ **68**: *Koelpinia linearis* Pall. **a**–**c**: L, R, (280).

„ **69**: *Taraxacum officinale* Web. **a**–**c**: L, R, (280).

„ **70**: *Anisocoma acaulis* A. Gray **a**, **b**: L, R, (430).

„ **71**: *Garhardiolus Hedypnois* Jaub. et Spach **a**, **b**: L, R, (280).

# Lebenslauf.

Am 27. Mai 1913 wurde ich, Georg Wilhelm Reinhardt Hess, als Sohn des 1934 verstorbenen Chemikers Dr. phil. Wilhelm Hess in Wiesbaden geboren. Ich besuchte von Ostern 1919 ab das Realgymnasium zu Berlin-Lichterfelde, das ich Ostern 1931 mit dem Zeugnis der Reife verließ. Anschließend wandte ich mich dem Studium der Naturwissenschaften zu und war nacheinander an der Technischen Hochschule Berlin-Charlottenburg, der Philipps-Universität zu Marburg, zuletzt der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin immatrikuliert, wo ich im Winter 1934/35 auf Anregung von Herrn Prof. Dr. R. Pilger mit den Untersuchungen zu der vorliegenden Dissertation begann. Mein Studium wurde im Sommer 1936 durch eine pflanzengeographische Studienreise in das Elburs-Gebirge (Nordiran) unterbrochen, an der ich als Begleiter des Kustos am Botanischen Museum, Herrn Dr. H. Melchior, teilnahm.

Meine Lehrer waren die Herren Professoren und Privatdozenten

(in Botanik:) Claussen, Czaja, Diels, Döpp, Kolkwitz, Markgraf, Noack, Nordhausen, Pilger, O. C. Schmidt, v. Wettstein;

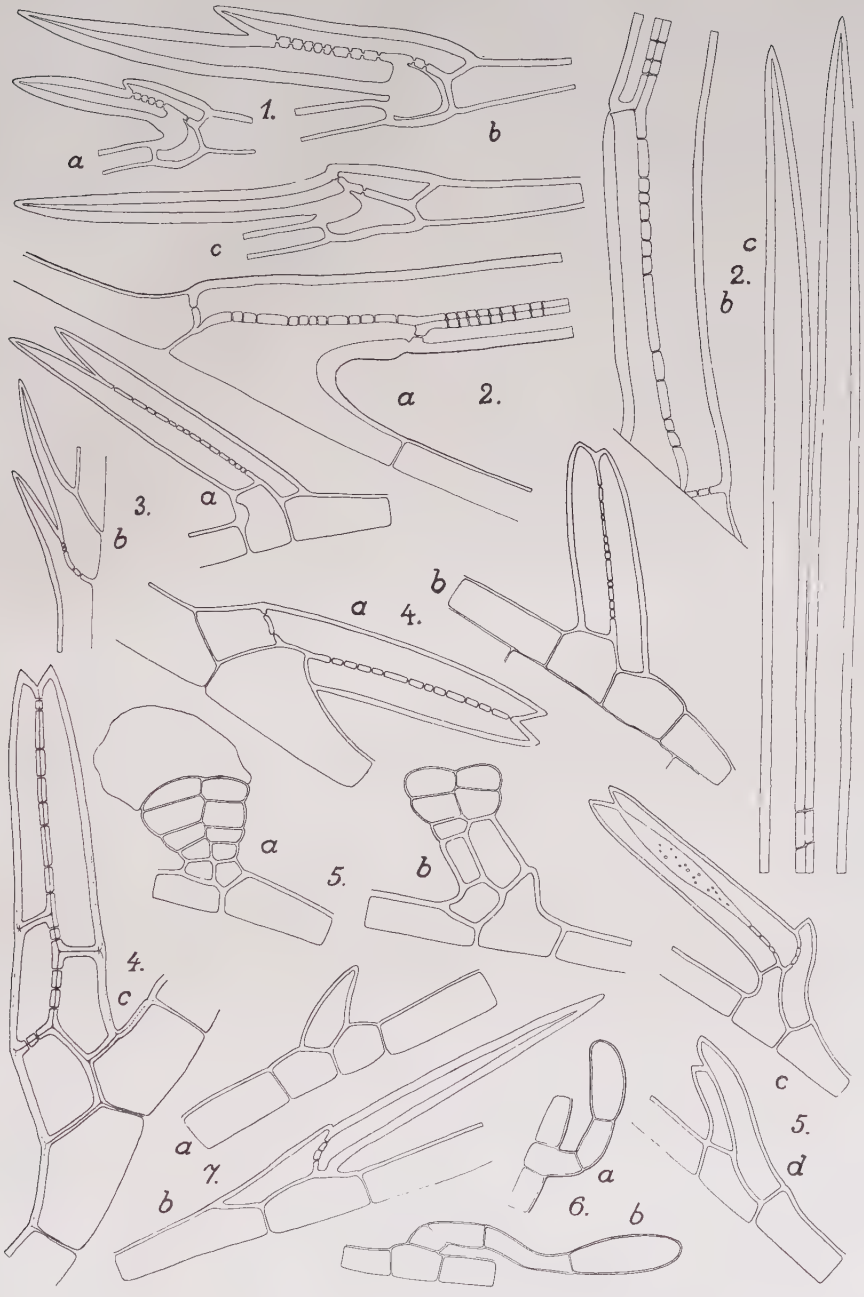
(in Zoologie:) Alverdes, Deegener, Herter, Hesse;

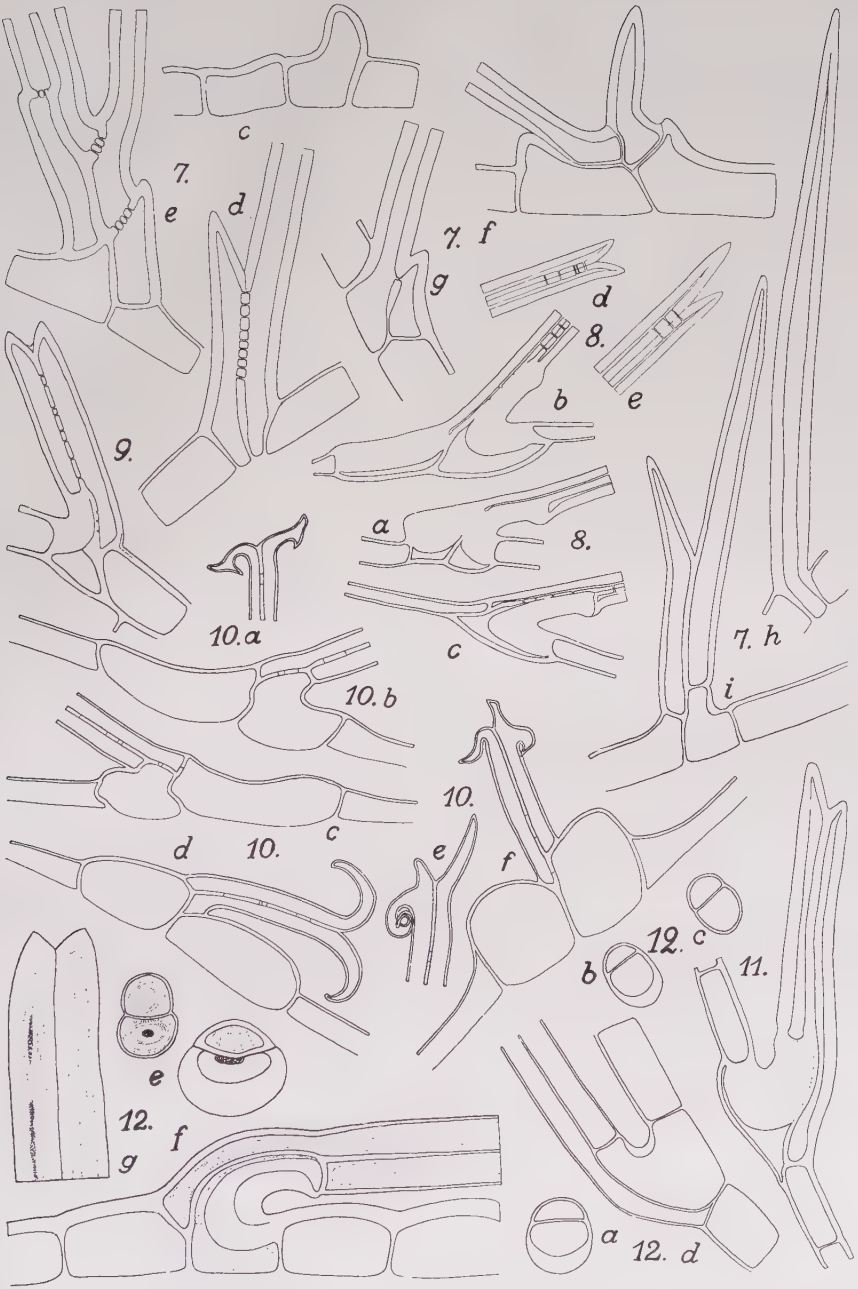
(in Chemie:) K. A. Hofmann, Meerwein;

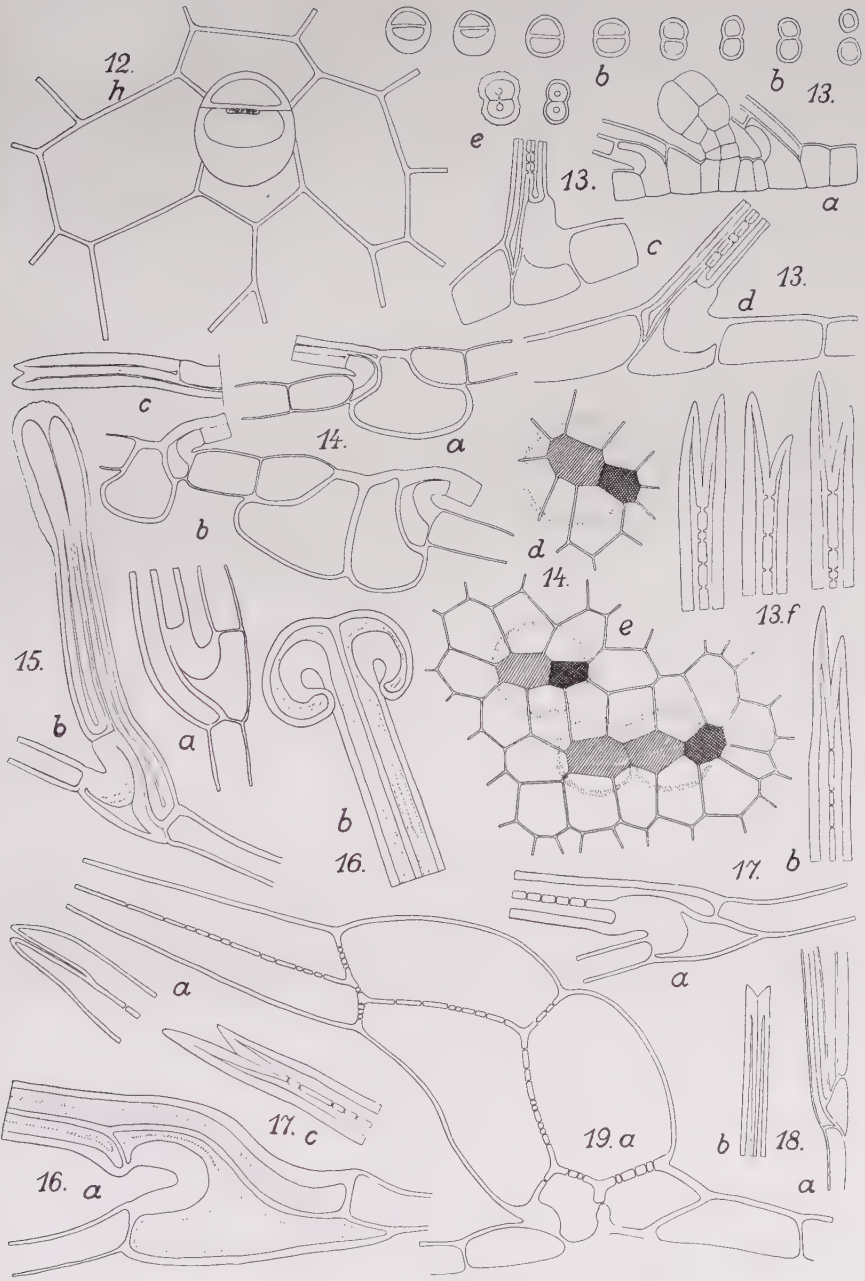
(in Physik:) Grüneisen, Westphal;

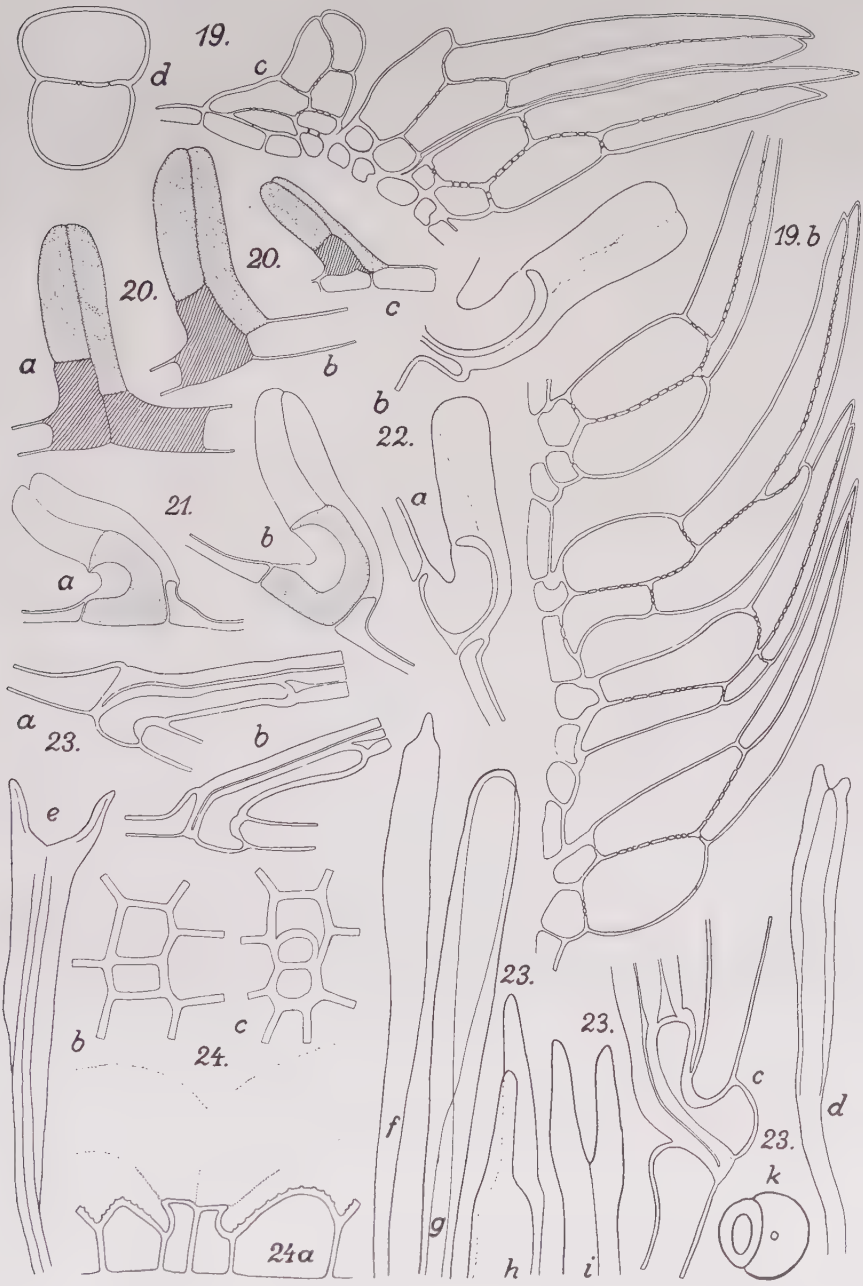
(in Geologie:) Stille, Wedekind;

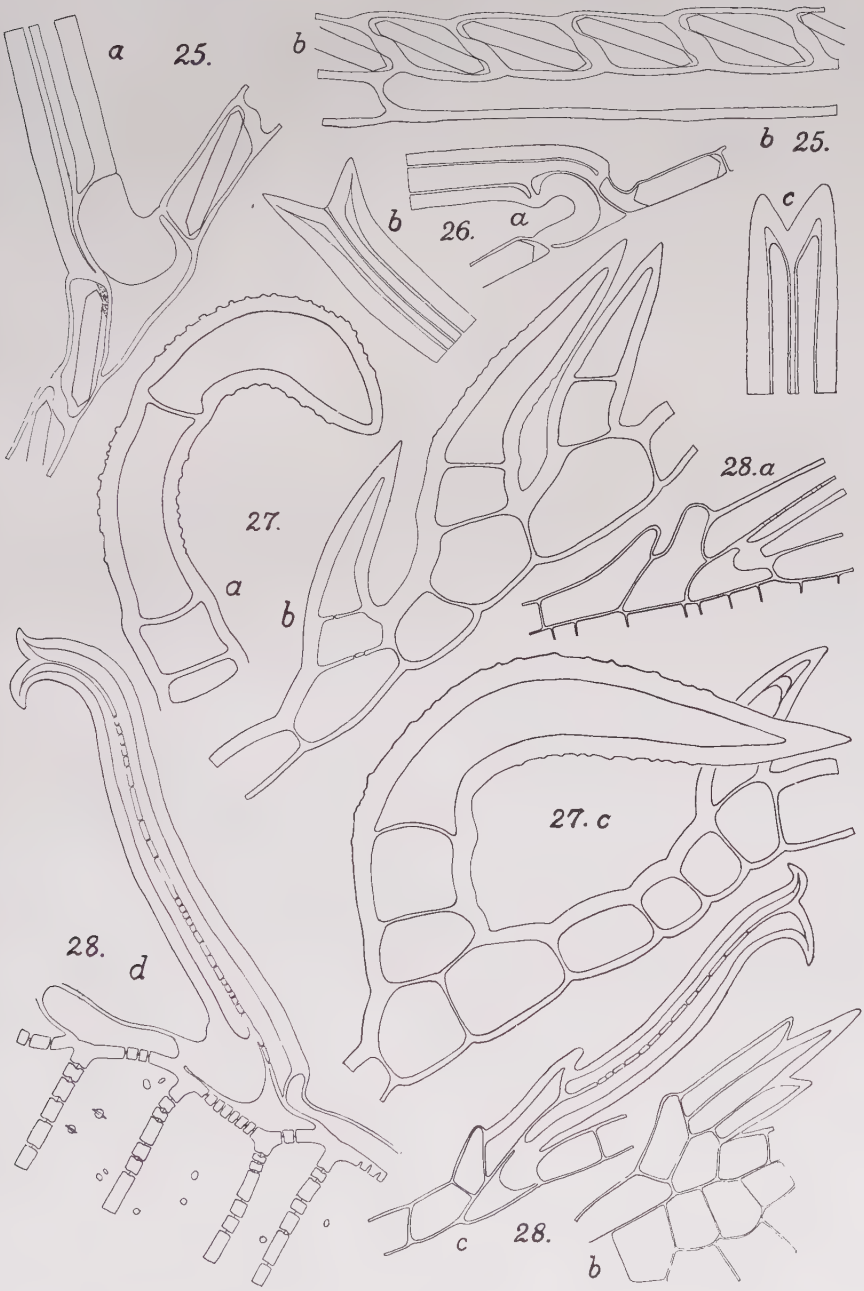
(in Philosophie:) F. J. Schmidt, Spranger.

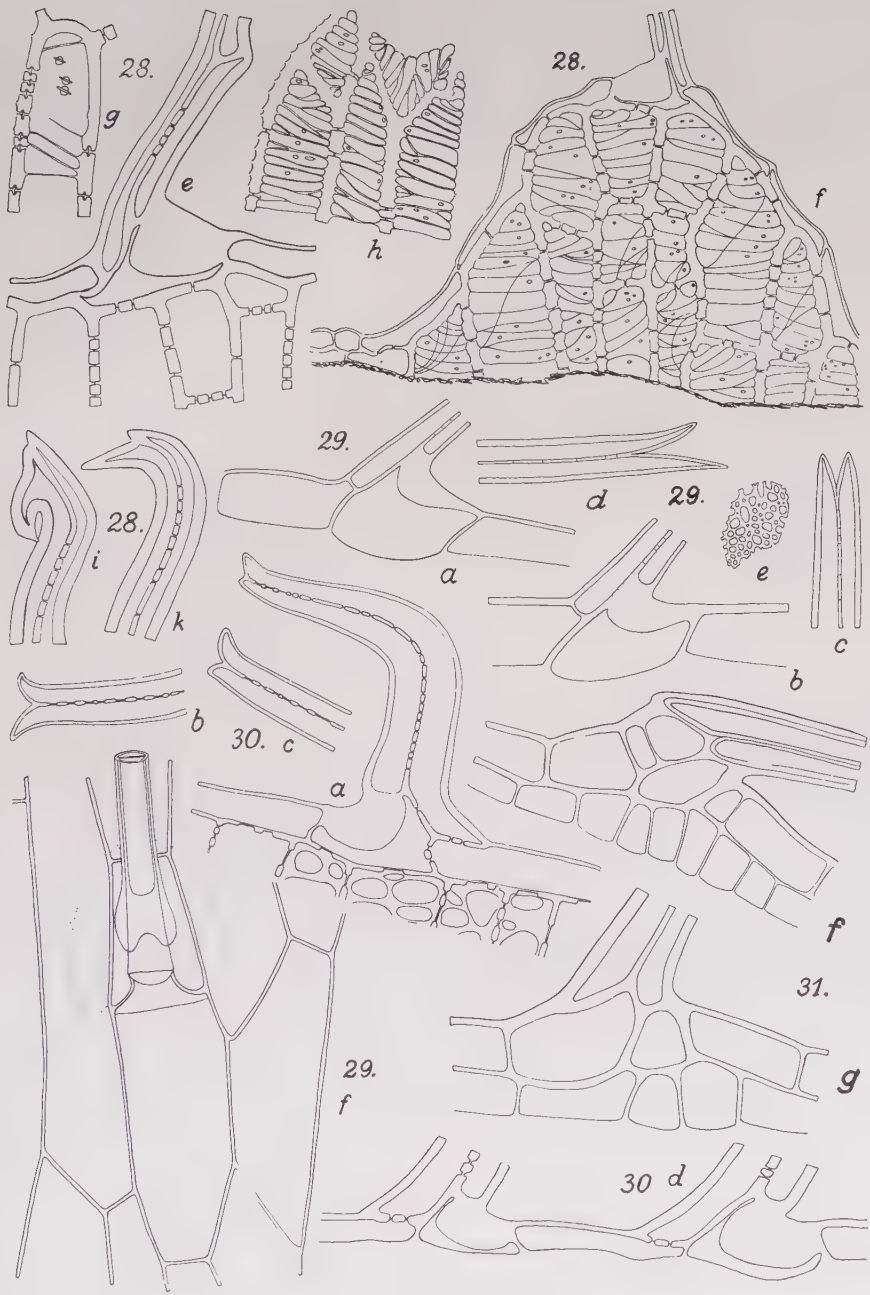

1.
a
b
c
2.
a
3.
b
4.
5.
6.
7.
d

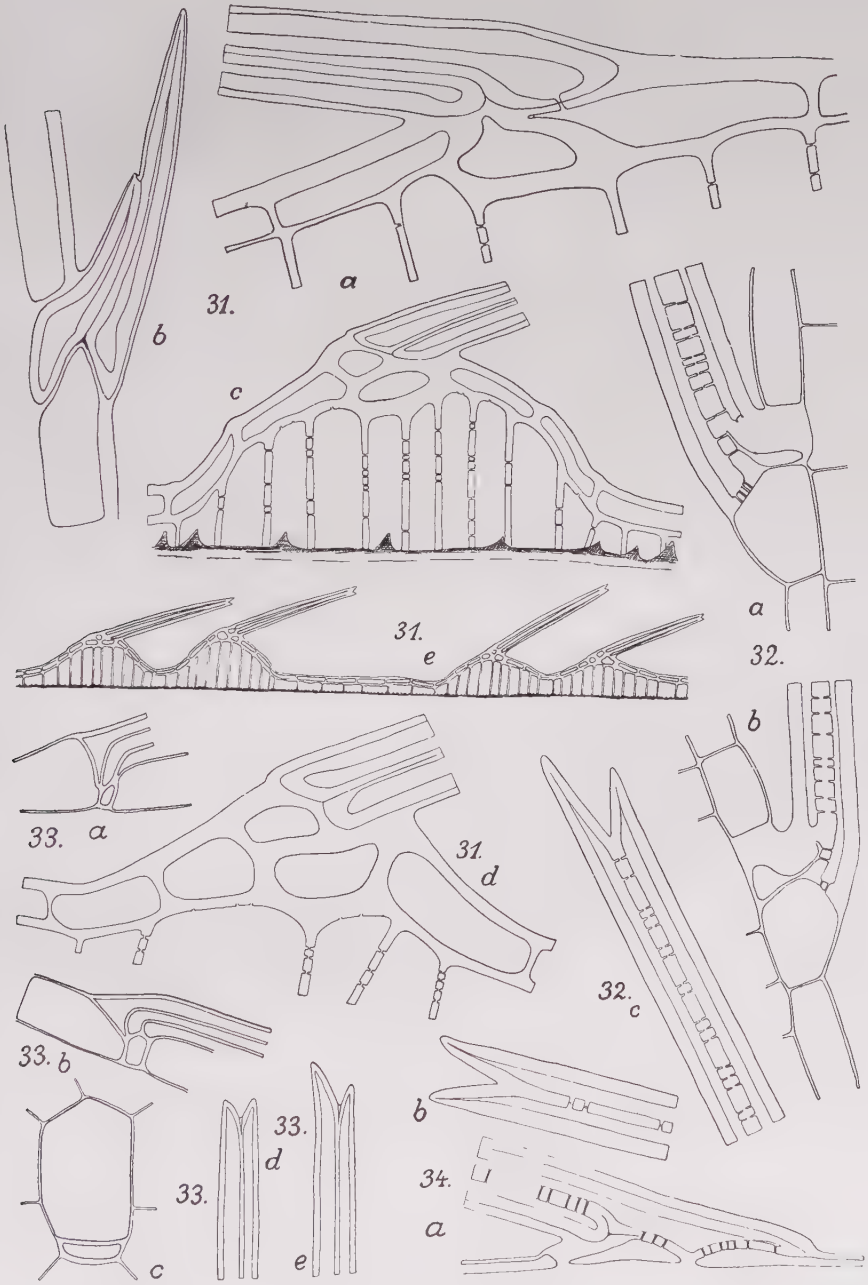

c
7.
e
d
7. f
g
d
8.
e
b
9.
a
8.
10. a
c
7. h
i
10. b
10.
d
10.
c
e
f
12. c
b
11.
e
12.
f
g
a
12. d

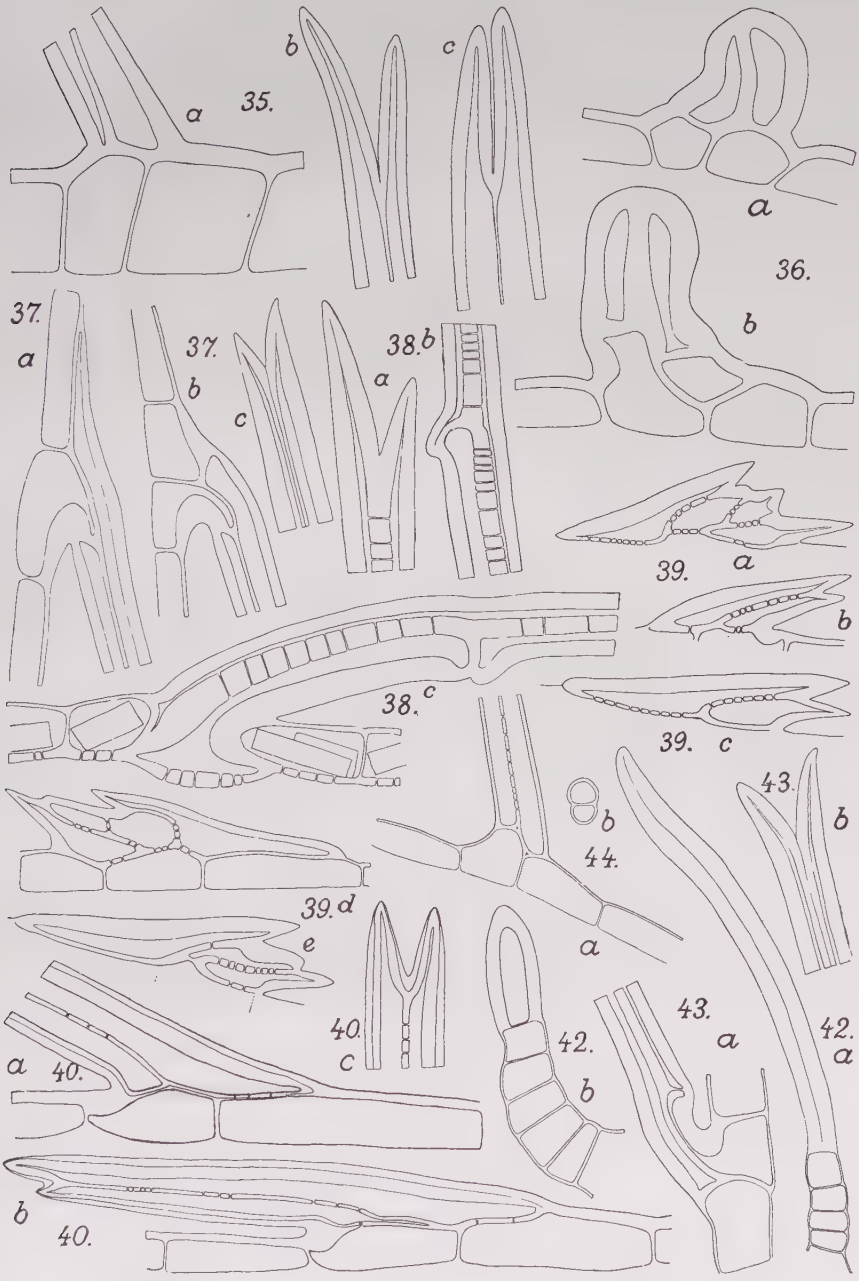

12.
h
e
b
b
13.
13.
a
c
13.
d
c
14.
a
b
d
14.
13.f
15.
b
a
e
b
16.
17.
b
a
a
17. c
19. a
b
18.
16. a
a

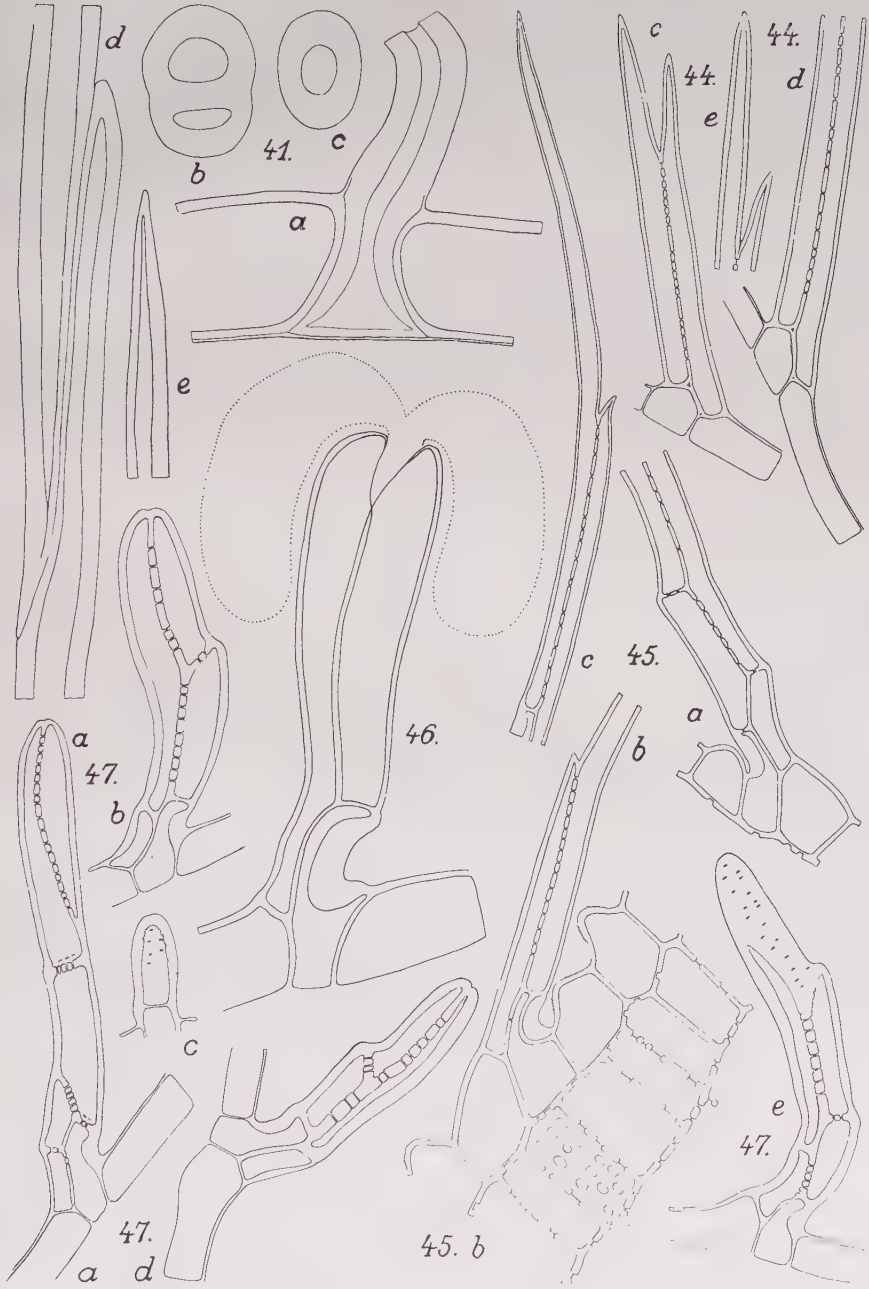

19.
d
c
19. b
20.
20.
a
b
c
b
22.
a
21.
b
a
a
23.
b
e
b
c
24.
24a
23.
f
g
h
23.
i
c
d
23.
k

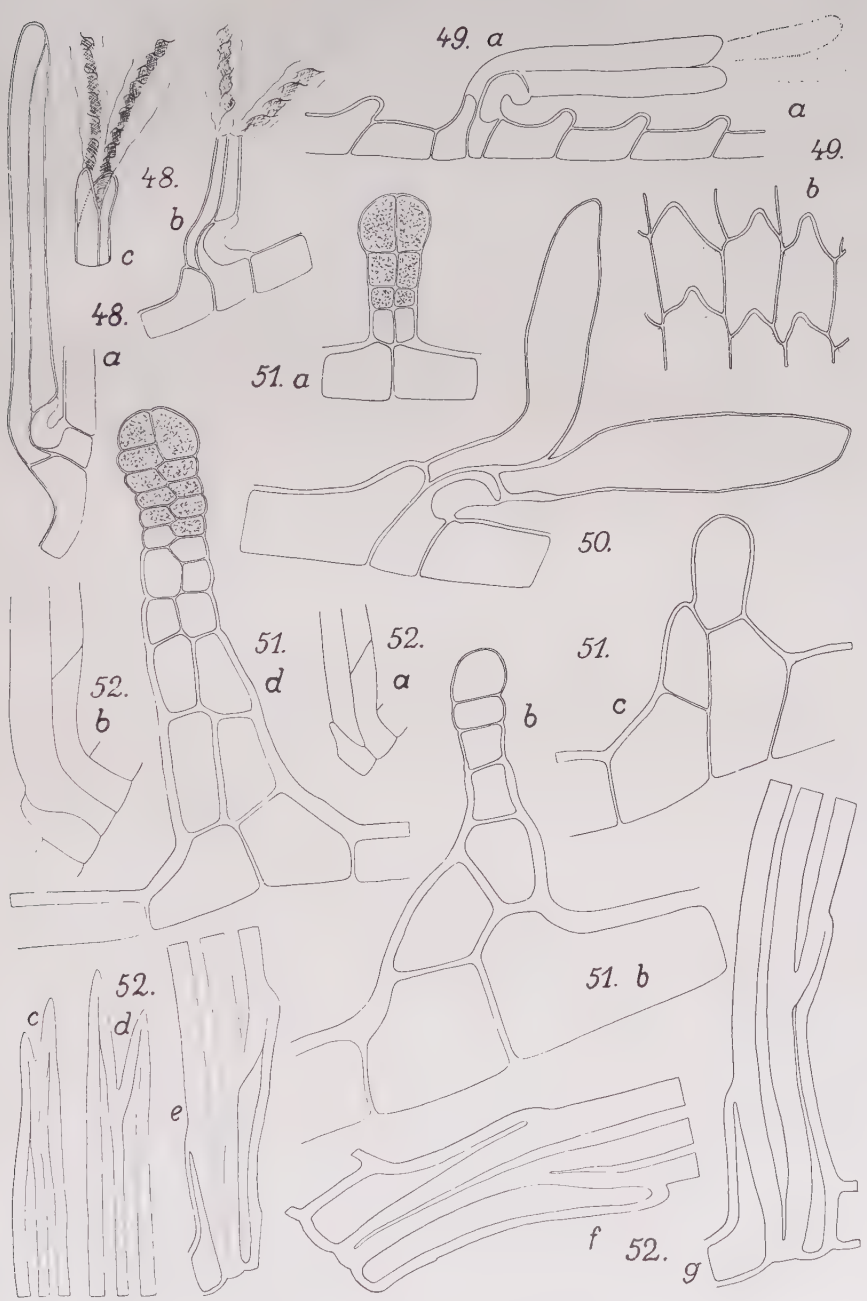

a
25.
b
b
25.
b
26.
a
c
28.a
27.
a
b
27. c
28.
d
c
28.
b

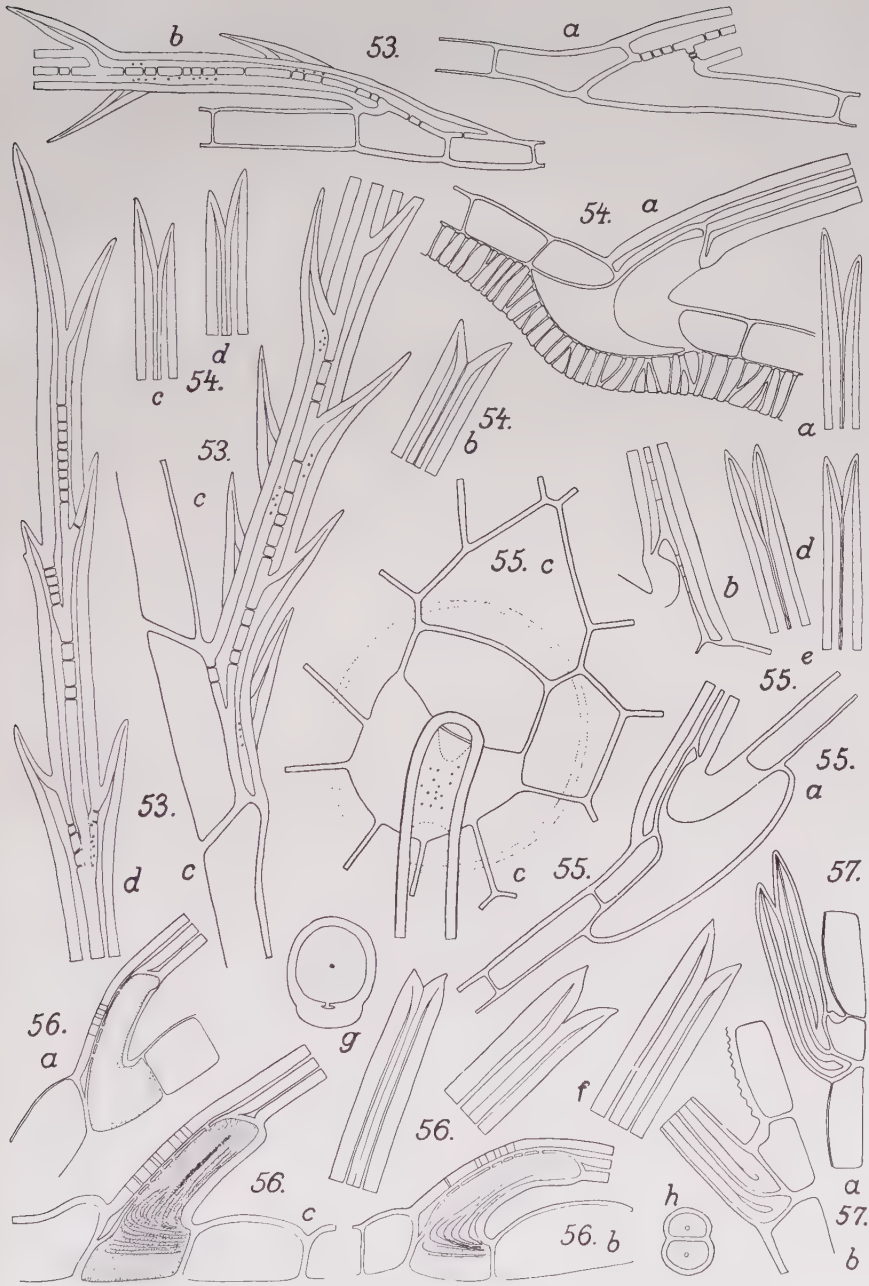

28.
g
e
h
28.
f
29.
d
29.
e
28.
i
k
a
c
b
b
30. c
a
f
31.
29.
f
g
30 d

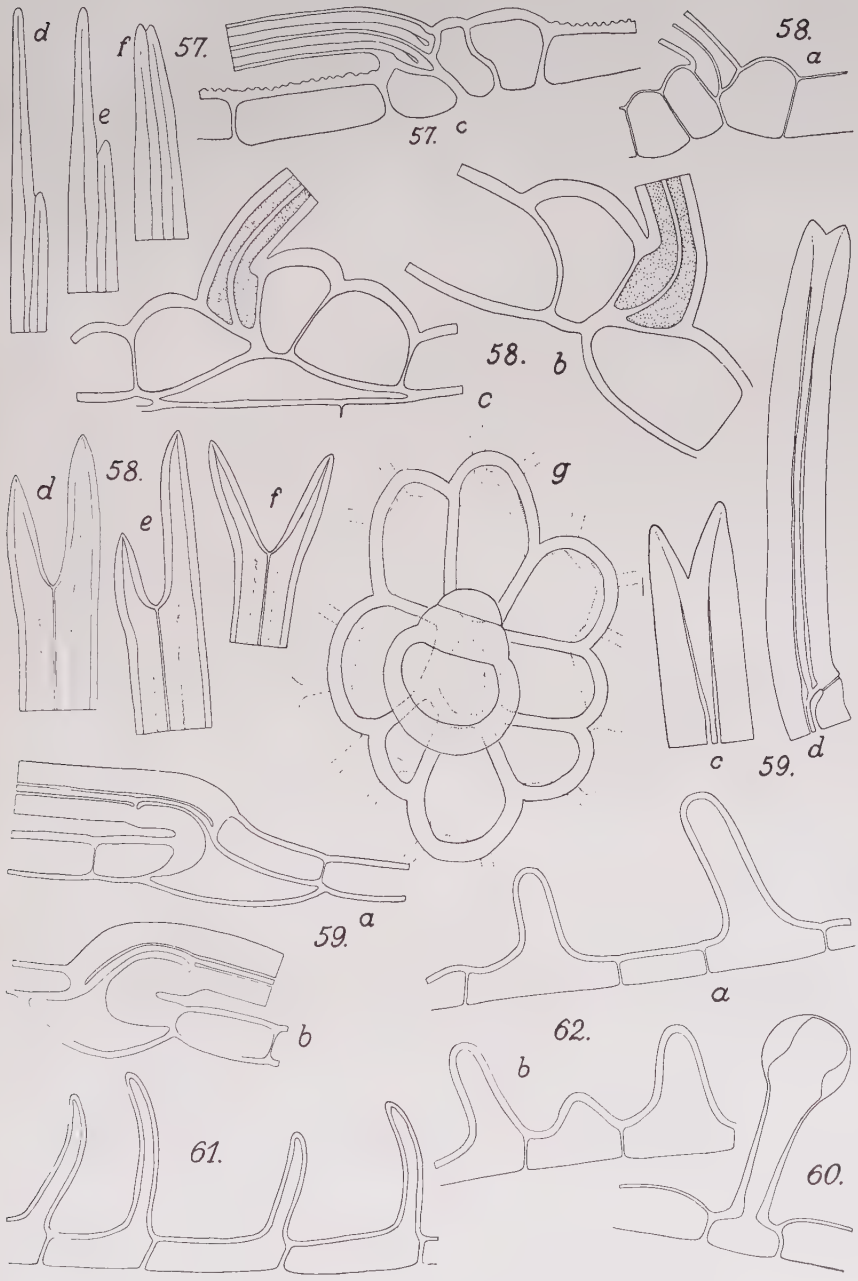

a
31.
b
c
a
32.
31.
e
b
33. a
31.
d
32.
c
33. b
b
34.
a
33.
d
33.
c
e

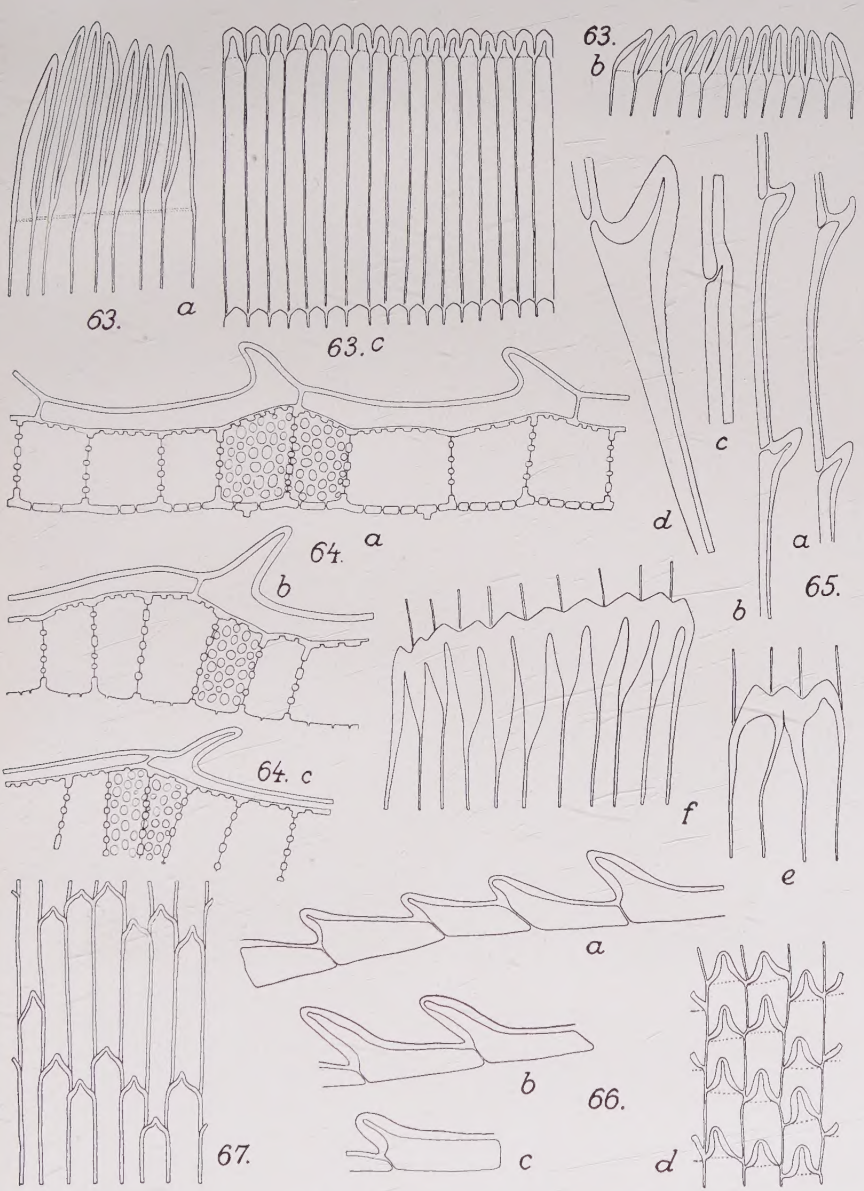

a
35.
b
c
a
36.
b
37.
a
37.
b
c
38.b
a
39.
a
b
38.c
39.
c
43.
b
b
44.
a
39.d
e
40.
c
42.
b
43.
a
42.
a
a
40.
b
40.

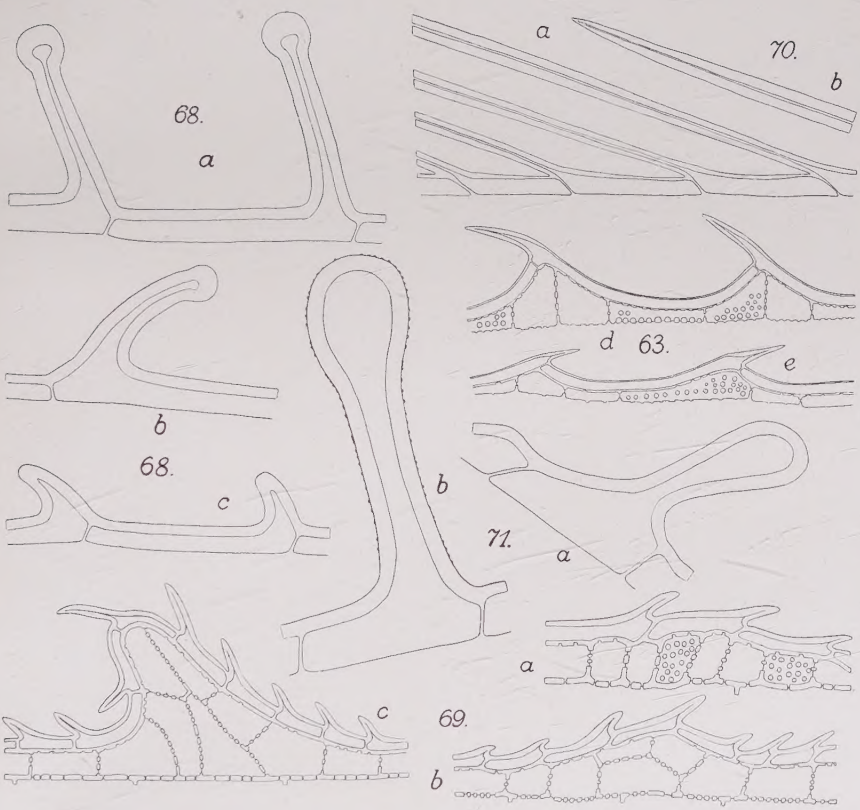

d
b
41.
c
a
e
c
44.
44.
d
e
c
45.
a
b
46.
a
47.
b
c
47.
a
d
45. b
e
47.


49. a
a
49.
b
48.
b
c
48.
a
51. a
50.
51.
d
52.
a
52.
b
51.
c
b
51. b
52.
c
d
e
f
52.
g


b
53.
a
54. a
d
c 54.
54.
b
a
53.
c
55. c
b
d
e
55.
55.
a
53.
d c
c 55.
57.
56.
a
g
f
56.
56.
c
56. b
h
a
57.
b


d
e
f
57.
57. c
58.
a
58. b
c
d
58.
e
f
g
c
59. d
59. a
b
62.
a
b
61.
60.


63.
a
63. c
63.
b
c
d
a
b
65.
64. a
b
64. c
f
e
a
b
66.
c
d
67.


68.
a
b
68.
c
b
c
a
70.
b
d
63.
e
71.
a
a
69.
b